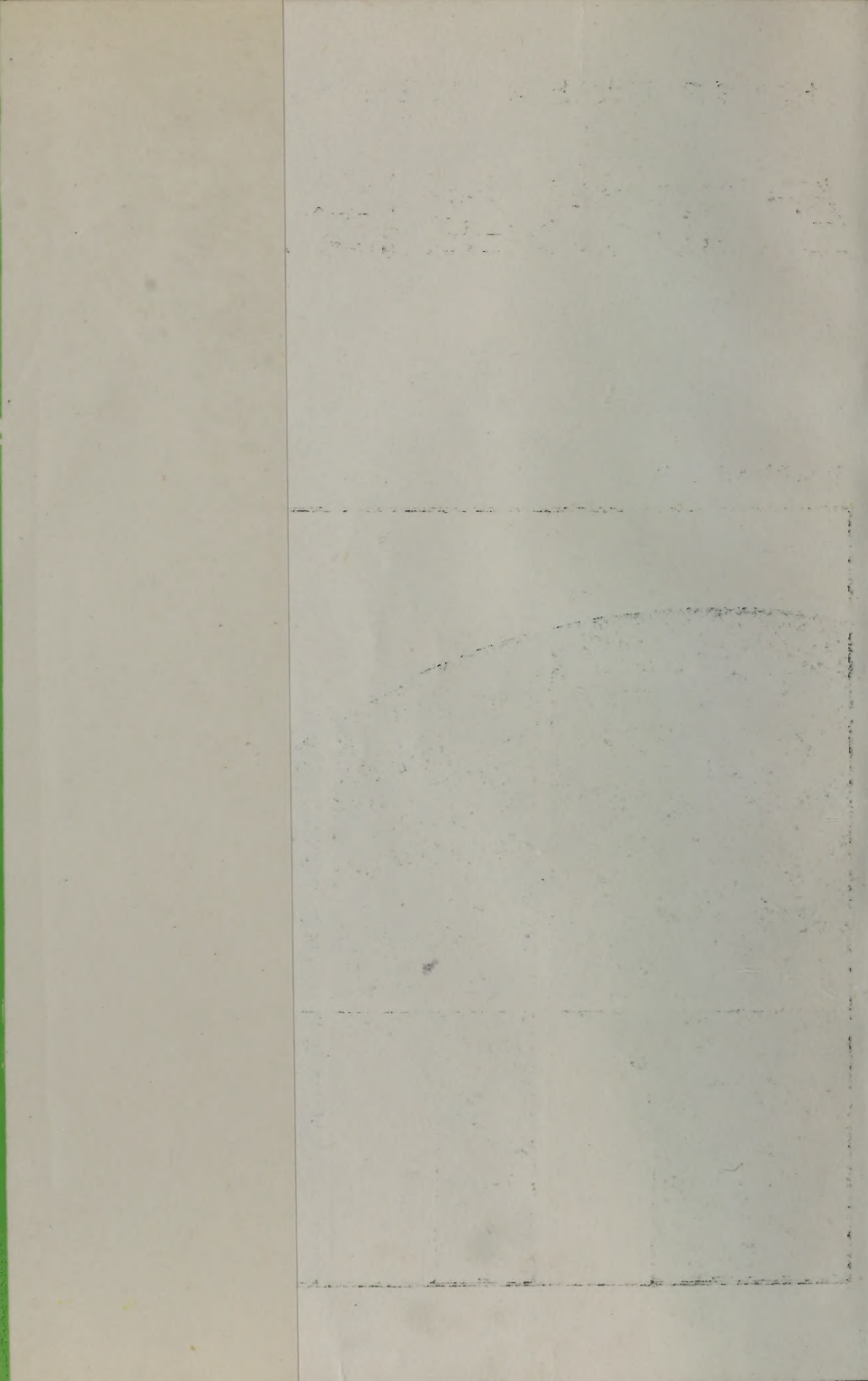


(丹麦) S.E. 扬戈逊 著 陆健健 周玉丽 译

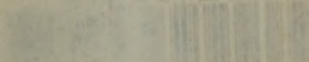
生态模型法原理

上海翻译出版公司





55. 8
407
中国科学院图书馆



216

中国科学院图书馆

中国科学院图书馆

中国科学院图书馆

中国科学院图书馆



上海翻译出版公司

1988

58.18
607

中科院植物所图书馆



S0047216

生态模型法原理

(丹麦) S. E. Jørgensen 著

陆健健 周玉丽 译

张利权 校



上海翻译出版公司

1988

25681

内 容 提 要

本书是作者积数十余年生态模型研究的经验及十多年主编国际《生态模型法杂志》(Journal of Ecological Modelling)的心得而著成,内容丰富,文字简洁。书中系统地介绍了生态模型建立的原理、方法及应用实例,讨论了建模过程中每一步骤的优缺点,特别详尽地介绍了建立BOD/DO,水文动态,富营养化,湿地,生态毒理,大气污染物的扩散与分布等动态生物地化模型的新方法、新技术及当前的发展趋势。

本书根据1988年修订版翻译。

本书适合生态学、环境科学专业的大专、本科、研究生及科研人员阅读,也可作为环境保护(监测)人员的专业参考书。



目 录

0017.2.3 生态模型系统的组成与分类	217
0017.2.3 生态模型系统的组成与分类	220
0017.2.3 生态模型系统的组成与分类	222
0117.2.3 生态模型系统的组成与分类	223
1117.2.3 生态模型系统的组成与分类	228
中文版序	i
原版序	ii
1. 绪论	1
1.1 物理和数学模型	1
1.2 模型作为管理工具	2
1.3 模型作为研究工具	3
2. 建模的概念	4
2.1 模型的组成	4
2.2 建模过程	8
2.3 生态模型的类型	13
2.4 模型的复杂性及结构的选择	17
2.5 验证	35
2.6 灵敏度分析	43
2.7 参数估计	46
2.8 证实	78
2.9 模型的约束	80
2.10 计算机和生态建模	88
3. 生态建模法	97
3.1 单位过程在生态建模中的应用	97
3.2 物理过程	100
3.2.1 迁移过程	100
3.3 吸附作用	105
3.3.1 温度制约	107
3.3.2 蒸发	108
3.4 化学过程	108

3.4.1 化学氧化作用	109
3.4.2 光分解作用	109
3.4.3 水解作用	109
3.4.4 离子化、络合和沉淀	110
3.5 光合作用	111
3.5.1 第二及更高营养级的生产	121
3.5.2 次级生产中的能流	123
3.5.3 分解	125
3.5.4 适应	128
4. 概念模型	131
4.1 概念模型的应用	131
4.2 概念框图的类型	134
4.3 概念框图作为建模的工具	144
5. 静态模型	151
5.1 静态模型的应用	151
5.2 输入/输出量分析	152
5.3 响应模型	160
6. 种群动态建模	166
6.1 基本概念	166
6.2 增长模型	167
6.3 种群间的相互作用	173
6.4 矩阵模型	182
6.5 收获模型	196
7. 动态生物地化模型	205
7.1 动态模型的应用	206
7.2 BOD/DO 模型	209
7.2.1 简单的 BOD/DO 模型	209
7.2.2 复杂的 BOD/DO 模型	213
7.3 生物地化模型中水文动力学的应用	216
7.3.1 引言	216

7.3.2	完全混合系统的水文动力学	217
7.3.3	河流的水文动力学模型	220
7.3.4	河口模型	222
7.3.5	多维模型和数值方法	225
7.3.6	分层湖泊的建模	228
7.4	富营养化模型	232
7.4.1	富营养化	232
7.4.2	富营养化模型综述	236
7.4.3	一些相对简单的富营养化模型	237
7.4.4	复杂的富营养化模型	246
7.5	湿地模型	255
7.5.1	引言	255
7.5.2	落羽松树丛的模型	259
7.6	生态毒物学中的模型	264
7.6.1	引言	264
7.6.2	有毒物质的影响与分布建模的原则	265
7.6.3	生态毒物学模型的简化	269
7.7	毒物学中的模型	277
7.7.1	引言	277
7.7.2	积累	278
7.7.3	多室模型	280
7.8	大气污染物的分布	282
7.8.1	大气污染物建模综述	282
7.8.2	大气污染大范围迁移模型的基本方程	284
7.8.3	酸雨分布和影响的模型	285
7.8.4	大气污染中包括垂直迁移的模型	291
7.8.5	大气化学的模型	293
7.8.6	烟流扩散	295
7.9	土壤过程, 植物生长和作物生产的模型	303
7.9.1	引言	303

7.9.2	土壤中的物质迁移和热传递	305
7.9.3	水平衡方面的植物内流	310
7.9.4	如何考虑气候对植物生长和水平衡的影响	314
7.9.5	植物生长和作物生产的模型	318
7.9.6	土壤中氮过程模型	322
8.	生态模型在环境管理中的应用	329
8.1	环境管理模型	329
8.2	环境问题和模型	336
8.3	管理实例	338
8.3.1	根据管理模型, 证实预测	339
8.3.2	评价一个娱乐区人类环境负荷量的模型	344
8.3.3	湿地林管理抉择的模拟	353
9.	生态系统的特征和模型	358
9.1	生态系统的特征	358
9.2	生态系统动力学	360
9.3	具有目标函数的生态模型	363
9.4	灾变理论应用于生态建模	366
10.	参考文献	371

中文版序

建模法是环境管理的得力工具。我始终认为尽可能广泛地应用这项工具是必要的，而且以此作为本人的职责。因此，我总是乐意接受世界各地的邀请，授课或著文以介绍环境和生态建模法的应用。

我很高兴《生态建模法原理》一书能译成中文，因为中文是一种由十多亿人民使用的语言，毫无疑问这将导致环境管理建模法在世界人口最多的国家——中国的进一步应用。我感谢华东师范大学的陆博士承担了这项工作。

S. E. 扬戈逊

工程学教授、博士

1988年8月于哥本哈根

原 版 序

本书是为生态和环境建模领域的各类工程师和生态学家写的，假定读者对环境问题和生态学已有所了解，并具备解微分方程，矩阵计算的基础知识。

在已经出版的书中，很少有介绍生态模型法的。因此，为这一课题写一本教材还是需要的。虽然在这个标题下已出版了许多书籍，但在大多数情况下，他们都要求读者已经了解了这个领域，或至少在建立生态学模型方面已有一些经验。而本书的目的是要填补这个空白。

作者的目的，一方面概括地介绍这个领域，另一方面要使读者能建立自己的模型。为了达到这些目标，试图阐明如下几点：

1) 详细地讨论建模顺序，逐步阐明模型建立的过程。讨论每一步骤的优缺点，并用简单的例子来说明这些步骤。

2) 通过理论介绍，“应用概况表”、“复杂性”、“实例”和“说明”来阐明大多数模型类型。

3) 阐述简单的和复杂的模型。由于阐述复杂的模型相当占篇幅，大多数情况下仅讨论复杂模型的特征特点和问题。同时阐述几个复杂的模型，但这并不会使读者感到目前有大量可以利用的模型。重点放在理解模型的性质。模型是生态学和环境管理非常有用的工具，但如果粗枝大叶地建立和应用模型，可能有百害而无一利。建立模型不是做数学练习，需要对建模的系统有深入的理解。本书再三强调这点。

第1章绪论之后，第2章涉及建模顺序。作者试图对如下问题给读者以较完整的回答：如何对一个生物学系统建立模型？第3章介绍可应用于模型的子模型或单元过程（即要素）的概况。依据被应用的子模型过程的相同性用几种方法建模。第2章讨论

了方法选择以及方法与第 4~9 章提出的模型的关系。第 4 章综述了模型概念化的不同方法。由于不同的建模者偏爱不同的方法, 作者认为尽可能提出所有可利用的方法是重要的。

雄心勃勃的建模者想建立动态模型, 但问题往往是, 系统和/或数据可能只需要应用一个简单的静态模型。在许多情况下, 静态模型完全会令人满意。因此第 5 章提出建立和使用包括管理研究实例在内的静态模型。种群模型和其他模型之间原则上没有差别, 但前者有不同的历史, 用于解决不同的问题。第 6 章介绍了种群模型的概况, 但较全面地处理这方面内容, 必须在着重讨论这类模型的书中找到。广义的生态模型也包含种群的动态模型, 因此这类生态模型的应用包括在这一章中。

第 7 章介绍动态生物地化模型。提出下列模型来说明这类模型: BOD/DO 模型; 水文动态模型; 富营养化模型; 环境和生物中有毒物质的模型; 空气污染模型和土壤污染模型。这类模型有非常广泛的用途。因此, 考虑到其重要性而相当全面地介绍了生物地化模型的建立和应用。

第 8 章说明环境管理中模型的应用。讨论了这方面的问题, 并详细举出三个例子来说明实际应用。

最后一章, 第 9 章, 阐明生态建模最近的发展: 如何使建模具有生态系统所具有的弹性和灵活的结构。本章阐述并讨论了对这问题的不同处理方法。

各章不同程度上独立成章, 这使本书有可能剪辑成生态模型法的任何课程。第 1 章、第 2 章是必修的, 因为它们包括了生态模型法的一般理论。第 3 章可看作子模型“手册”。第 4~9 章可以组合成任何生物系统建模课程的内容。

为生物学者开设建模课程, 可按下列计划: 使用本书第 1、2 章全部, 第 3 章用作手册, 第 4、5、6、8 和 9 章几乎全部, 7.1、7.2、7.4、7.5 和 7.6 节也全部讲述。在为农业工程师开设的课程中, 计划用 7.9 节代替 7.4 和 7.5 节, 而且对第 4、5、6、9 章也用较少的时间。

本书有很多“说明”，那都是详细讲述的一些模型和实例，其中先提出问题，再进行解答。希望这会给读者以建立模型所需要的知识。可用于解某些复杂问题的模型也将在某些章节中简要提及。在每一章开始，给出有关内容的概要，以便 1) 选择章节中最有关的部分，2) 理解顺序。

符号和数学记号

生态建模中要用到大量的符号和数学记号。例如，变量溶解氧在不同地方可能有不同的符号。如果在数学方程中，往往用 D ，而在计算机方程中可能是 OXYG 或 DISS，因为在计算机程序中，往往用 2~4 个字母组成的符号。

各种数学记号用在生态建模文献中，例如黑体字或字母上加一横或箭头表示矩阵。

本书没有试图统一生态建模中符号和数学记号的使用，而是用原来参考文献中用的符号和记号。缺点是不能给出符号和记号的总表，但另一方面要求读者熟悉生态建模文献中发现的大量符号和记号。希望这样做不会使读者在理解方程的含义方面有困难，因为符号和记号的解释总是随同方程一起给出的。

(陆健健译 张利权校)

1. 绪 论

1.1 物理和数学模型

人们总是使用模型作为解决问题的工具，它使得实际问题简化。模型当然不可能包括真实系统的所有特性，否则，它将是真实系统本身了。然而，使模型包括所需求解或描述的问题的基本特征是极为重要的。

使用模型所依据的基本原理最好用例子来说明。多年来我们常用船舶的物理模型来决定船舶的外形，使它在水中受到阻力最小。这个模型将包括实际船舶的形状、大小和有关的主要尺寸，但并不涉及其他诸如仪器使用、船舱安排等的详细资料，这些资料显然是与该模型的目的不相干的。船舶的其他模型是为其他目的服务的，如电线布线的蓝图，各种机舱的布置安排，导管的图纸等等。

相应地，一个生态模型必须包括这样的特性，这些特性对管理问题或科学问题具有重要意义，而这些问题正是我们要用模型去解决的。生态系统是较船舶复杂得多的系统，这意味着要抓住对生态问题具有重要意义的主要特征是极为复杂的事情。然而，由于最近十年间的认真研究，已有可能建立实用的生态模型了。

模型可以是物理模型，如上面用于测量阻力的船舶模型，也称为缩影。模型也可以是数学模型，它用数学术语描述生态系统以及有关问题的主要特性。

物理模型在本书中只是非常简略地提到，本书讨论的重点集中于数学模型的建立。

最近十年中生态建模得到了迅速发展，主要由于下述两方面

的原因:

1) 计算机技术的发展, 它使我们能处理非常复杂的数学问题。

2) 对污染问题的认识, 认为需要认真考虑污染对生态系统的影响。虽然污染的完全消除是不现实的(“零排放”), 但是利用有限的经济资源适当控制污染是可能的。

1.2 模型作为管理工具

应用生态管理模型所依据的思想在图 1.1 中作了说明。城市化和技术的发展对环境的压力日益增大。能量和污染物释放到生态系统中, 在那儿可能引起藻类及细菌迅速生长, 危害物种, 或者使整个生态系统的结构发生变化。现在的生态系统是极其复杂的, 所以预测污染物环境效应的任务也变得十分艰巨。正是由于这一点, 模型才引起了人们的关注。只要具备相当程度的生态学知识, 就能从生态系统中找出与所考虑的污染问题有关的那些特征, 而这些特征即是形成生态模型的基础(见第 2 章的讨论)。如图 1.1 所指明的, 所形成的模型可用来选取最适宜于解决特殊环境问题的环境技术, 或者确立减少或限制污染物排放的立法。

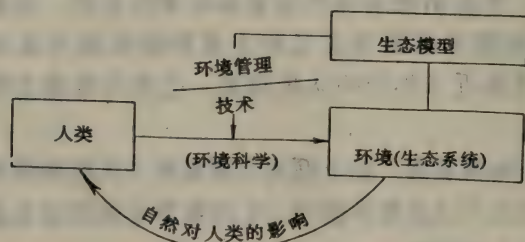


图 1.1 环境科学、生态学、生态模型以及环境管理和技术之间的关系。

1.3 模型作为研究工具

模型是科学中广泛使用的一种工具。科学家们常常应用物理模型在现场或在实验室里做实验来消除与他研究不相干的干扰。例如用恒化器测定藻类的增长作为营养物浓度的函数。在实验室中检测沉积物取芯以研究不受生态系统其他组成成分干扰的沉积物-水的相互作用。应用反应室来发现化学过程的反应率等等。

数学模型在科学中已有广泛应用。牛顿定律是重力对物体影响的较简单的数学模型，但是它不计摩擦力和风的影响等等。生态模型原则上与其他科学模型没有区别，这是因为，即使就复杂性而论，近十年来在原子核物理学中使用的许多模型甚至比生态模型还要复杂得多。

要了解复杂生态系统的功能，在生态学中应用模型几乎是必不可少的。不用模型作为综合的工具而想调查生态系统中许多组成部分以及它们的反应则是不可能的。一个系统的总反应不一定是所有个别反应之和；这就意味着，作为一个系统，不使用整个系统的模型是不能揭示出生态系统特性的。

因此，在生态学中，日益广泛地使用生态模型作为了解生态系统性质的工具就不足为奇了。它们的应用明显地显示出模型作为生态学中有力工具的优越性；这可以概括成以下几点：

- 1) 模型在综述复杂系统方面是一种有力工具。
- 2) 模型能揭示系统的性质。
- 3) 模型揭示出我们知识中的薄弱点，因此使用模型可确立研究的重点。
- 4) 模型在检验科学假设中十分有用，因为它能模拟生态系统的反应，并可与观测作比较。

(周玉丽译 张利权校)

2. 建模的概念

第2章讨论的主题是建模理论及其实际应用。在介绍了模型组成的定义和建模步骤后，将给出一种尝试性的建模过程，并详细讨论建模过程的各个步骤。另外，本章着重于模型的选择——即对模型成分、过程，尤其是模型复杂性的选择。并介绍选择“接近于正确”的模型复杂性的各种方法。概念图或概念模型是模型的初步表达，但是由于存在着多种可能性，这一步骤在本章仅作简要介绍，而在第4章中再作详细讨论。然而其余的步骤：验证、参数估计和证实，在本章将作详细讨论。讨论中还包括一些解释，用以向读者说明实际建模时如何执行各个步骤。

我们总有几种模型公式，从中将进行挑选，其要求是把合理的科学约束条件施加给模型。我们将介绍并讨论可能的约束条件。数学模型总是需要使用计算机和计算机语言。对这个问题的讨论作为本章的结束。

2.1 模型的组成

一个生态模型在它的数学公式中包含5个部分：

(1) 强制函数或外部变量，它们是影响生态系统状态的外部变量或函数。就管理内容来说，要解决的问题常常可以重新阐述如下：如果某些强制函数发生变化，它们对生态系统的状态将有什么影响？换句话说，可用模型来预测强制函数随时间而改变时生态系统所发生的变化。输入生态系统的污染物质、矿物燃料的消耗、捕鱼方针等都是强制函数的一些例子，而温度、太阳辐射和雨量也是强制函数（不过我们目前不能处理它们）。可以由人类控制的强制函数通称为控制函数。

(2) 状态变量是描述生态系统状态的变量。状态变量的选择对于模型结构极为重要,不过在大多数情况下这种选择还是比较明显的。例如,我们想建立一个湖泊的富营养化模型,那么很自然,状态变量中将会包括浮游植物的浓度和营养物浓度。当模型应用于管理方面时,由于模型中包含着强制函数和状态变量的关系,所以可通过改变强制函数来预测状态变量的值,这可以看作是模型的结果。大多数模型所包含的状态变量的数目多于管理直接需要的数目,因为关系是如此复杂,以至必须引入一些附加的状态变量。例如,在许多富营养化模型中,把营养物输入与浮游植物浓度联系起来就够了,但是,由于该变量受多个营养物的影响(它将受到其他营养物浓度、温度、水体的水文学、浮游动物浓度、太阳辐射、水的透明度等等的影响),因此,富营养化模型往往包括许多状态变量。

(3) 在模型中用数学方程表示生态系统中的生物、化学、物理过程。这些方程表示强制函数与状态变量之间的关系。在许多生态系统中可以发现相同类型的过程,就是说在不同的模型中可以用相同的方程。因此在第3章专门阐述这些单位过程的数学表达式。然而,在生态学方面目前还不可能用一个方程来代表一个特定过程。或者因为过程太复杂目前不能被详尽地理解,或者由于某些指定的情况允许我们进行简化,所以大多数过程可以有几种数学表示式,它们都是同样有效的。

(4) 生态系统中过程的数学表达式含有系数或参数。对一个特定的生态系统或生态系统的某一部分,参数可以看作常数(见第2.9节分布参数模型和集中参数模型的讨论)。在因果模型中,参数具有科学的确定意义,例如,浮游植物的最大生长率。许多参数只知道其值所处的一个范围。在 Jørgensen 等人(1979)的书中可找到生态参数的完整综合。只有少量的参数知道其确切数值,所以有必要对其余的参数进行校正。

所谓校正 是根据一组参数的变化情况试图寻找计算出的状态变量和观测到的状态变量之间最好的一致。执行校正可以用尝试

法，也可以用寻找最优拟合的参数现成软件。

有许多静态模型，其中，过程率都是给定时间间隔中的平均值，还有许多简单模型，它只包括少量确切定义的参数或直接测定的参数，对这类情况就不需要校正。在模拟生态过程动态的模型中，校正是模型质量的关键，其理由可以概括如下：

- a) 如上所述，大多数情况下只知道参数所处的一个范围。
- b) 不同种的动物和植物有着不同的参数，它们能在文献中查到（见 Jørgensen 等人，1979）。然而，大多数生态模型并不区别不同种的浮游植物，仅把它们看作一个状态变量。在这种情况下，有可能找出浮游植物参数的一个范围，但由于浮游植物的种类组成在全年都有变化，不可能找出正确的平均值。

c) 对所考虑的状态变量来说，重要性较小的因而未包括在模型中的生态学过程的影响，在某种程度上可以通过校正予以考虑，校正是把模型的结果与生态系统的观测结果加以比较。这也可以解释为什么同样的模型应用于不同的生态系统时，其参数有不同的值。换句话说，校正可以获得地点差别并考虑次要的生态过程，但很明显，应减少校正的这种用途。校正决不能用来迫使模型去拟合观测结果，这意味着将获得一些不可靠的参数，如果用真实的参数不能获得合理的拟合，那么整个模型必然存在着问题。因此，所有的参数，或者至少是最敏感的参数，应具有真实的范围是极其重要的。这就是说必须执行灵敏度分析以便找出在子模型、参数或强制函数中的变化对最关键状态变量的影响。第 2.6 节将说明怎样有可能进行灵敏度分析以及它能用于什么目的。

(5) 多数模型还包括一些通用的常数，如气体常数、分子量等等，显然这些常数不是校正对象。

模型可以定义为用物理或数学的术语对一个问题基本成分的规范表达。问题的最初认识常常并且很可能是用词语来表达的，这可认为是建模过程的必要初级阶段，但规范表达这一术语意味着在我们建立本书所指的模型之前必须翻译成物理或数学的语

言。

词语模型难于具体化，但可以方便地转换成一个概念图，它包括状态变量、强制函数以及这些组份之间如何用过程相互联系的情况。概念图可看作为一个模型，称为概念模型。由于缺少关于过程数学公式化的知识，生态学文献中有大量模型还停留在概念模型这一阶段。但是它们能用来定性地解释关系。第4章讨论概念模型以及用来建立这类模型的各种方法。

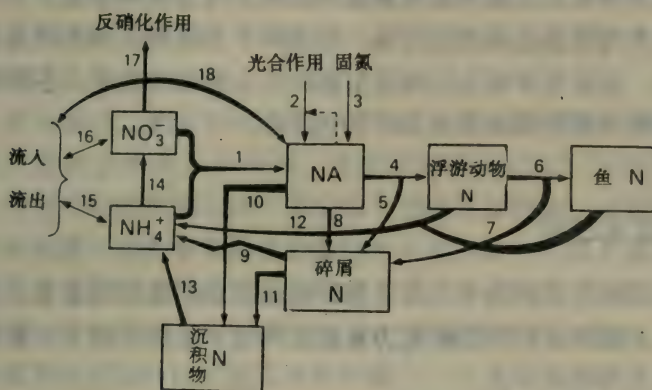


图2.1 水生生态系统中的氮循环。过程是：(1)水藻吸收 NO_3^- 和 NH_4^+ ，(2)光合作用，(3)固氮，(4)包括未消化物质损失的啃食，(5)、(6)和(7)捕食和通过捕食作用的未消化物质的损失，(8)死亡率，(9)矿化作用，(10)下沉，(11)碎屑下沉，(12)下沉，(13)沉积物中释放出来的，(14)硝化作用，(15)、(16)和(18)是输入/输出，(17)反硝化作用。

图2.1 解释一个湖泊中氮循环的概念模型，其状态变量是硝酸盐、铵、浮游植物中的氮、浮游动物中的氮、鱼中的氮、沉积物中的氮和碎屑中的氮。框图中表示出的强制函数有：流入、流出和在流入流出中硝酸盐和铵的浓度。没有表示出的强制函数有：太阳辐射和温度。图中箭头表示过程，从数字1到18。如果我们想进一步得到一个定量模型，那就必须用数学表达式（或

方程)来公式化这些过程。

验证和证实模型是很重要的。验证是模型内部逻辑的一种检测。验证方面的典型问题是:模型是否按期望进行反应?例如,在河流模型中增加有机物的排放量是否会降低氧浓度?是否牵涉到系统中氧的平衡?模型是否长期稳定?模型是否遵循物质守恒定律?等等。

因此验证基本上是模型特性的一种主观评价。在很大程度上,模型在校正之前的使用期间,必须进行上述的验证。

证实与验证必须加以区别,而这两个名词的使用在以前是不一致的。证实是客观地检测模型输出拟合数据的程度。各种可能的客观性检测的选择将在2.8节中讨论。

2.2 建模过程

一切研究工作的中心在任何时候都是对问题作出定义。只有这样,才能保证有限的研究力量被正确地分配而不致于分散到与问题无关的活动中去。

实际问题的定义需要根据空间、时间和子系统等组成成分来界定。问题在空间和时间上的界定通常比结合到模型中的生态子系统的识别要容易,因而也比较明确。

国际生物学计划(IBM)的一些项目认为必须对整个生态系统建立模型,而无需对生态系统的子系统下定义。当试图作最后综合时,发现在许多项目中存在重大缺陷,这些缺陷不能为任何实验或调查结果所弥补,在没有任何初步综合的情况下,这些缺陷往往被突出了(Jeffers, 1978)。

IBM的经验已引起很多生态学家对整个生态系统研究的必要性产生怀疑,而把注意力集中到仔细设计子系统系列上。例如,在湖泊的富营养化综合中,主要的注意力必须集中于藻类的生长和营养盐的循环,以此作为营养盐对富营养化过程影响的预测基础。

生态领域中应用模型是比较新的，几乎没有可用的建立生态管理模型的指南。图 2.2 提供了一种尝试性的指南。

除了在空间和时间上定义问题及其参数外，重要的是强调这种程序未必能在第一次尝试中就正确，因此不必指望一步就达到完善，主要的要求是作出一个开端 (Jeffers, 1978)。所有生态系统都有其特殊的性质，因而全面了解准备做模型的系统是获得良好开端的基础。

在可接受的精度水平下，确定模型中应包括的子系统的合适数目是困难的，常常在开始时由于缺乏资料而有必要接受一个低于原定的水平。

有人提出，愈复杂的模型应该愈能准确地阐明真实系统的复杂性，但这显然是不正确的。考虑中必然会引发一些附加的因素。模型中的参数增加时，模型的不确定性也增加。参数必须通过野外观察、实验室实验或是通过校正加以估计，校正也是以野外测量为基础的。因此参数估计决不是没有误差的。这些误差带入模型，它们便增加了由模型导出的预测值的不确定性。因此，减少模型的复杂性似乎有很大的好处。

一些生态学家争论道：忽略种类多样性会增加忽略物种多样性动态要素的危险。然而，把复杂程度不一的模型进行比较 (Jørgensen, 1978 和 1981) 证明，考虑了生物多样性的替换模型与较简单模型的偏差对模型的要求来说是可以忽略的。在模型选择中，权衡复杂性和简单性是最困难的问题之一。为了提供一般的规则，已做了一些尝试。Jørgensen 等 (1977) 发表的方法测定了模型对较多状态变量的反应，并推断出只有对所关注问题具有重要性的主要影响应该包括在模型中。该方法也可解释为增加状态变量的灵敏度检验。模型复杂性的选择将在第 2.4 节中进一步讨论。

一旦选定了模型的复杂性（至少在最初尝试时），就有可能使模型概念化（如图 2.1 中用框图形式表示的氮循环那样）。这将提供模型所需状态变量和过程的信息。对于大多数过程，已有

数学的描述，并且能从文献中查到大部分参数的值，至少可查到参数的一个范围。生态模型中使用的参数表可在 Jørgensen 等 (1979) 书中找到。

在这个阶段就有可能对同一过程建立替换方程，并应用模型来检验每个方程。然而，许多不包含在模型中的生态过程会对模型中的过程产生某些影响。而且，来自文献中的参数值往往不是一个固定值，而是一个大致区间。由于变化着的和不能控制的实验条件，生物学参数往往不能象化学或物理学参数那样精确地确定。因此，几乎总是需要利用测量数据集来对参数加以校正（见第 2.1 节的讨论）。但是，多个参数的校正是不现实的。对大多数问题来说还没有 10 个或 10 个以上参数的数学校正方法。因此，提倡所有的参数使用文献中的可靠值，并在校正之前先作好参数的灵敏度分析（见图 2.2）。另外还应该选择最敏感的参数，根据目前的技术，4~8 个参数的校正还是有可能接受的。

如果必须校正 10 个或更多个参数，则可用两个不同系列的测量来校正，每次校正 5 个参数，最好选择状态变量对被校正参数最敏感的测定期（Mejer 等，1980，Jørgensen 等，1981）。依据可靠的数据作出校正是极为重要的，遗憾的是目前许多生态模型都是以不准确的资料来校正的。

需要对子模型进行分析和校正是大多数生态模型的一个特征。缺乏生态系统及其子系统的知识而建立起来的生态模型，往往是不现实的。这种考虑包括在上述校正程序中，也包括在图 2.2 介绍的建模程序中。

校正后，模型的证实是重要的，最好是从条件发生变化（例如变化的外部负荷或气候条件）的时期开始作一系列测量来证实。

正如已讨论的那样，一般不能选择恰当的复杂性。似乎有一种倾向，宁愿选择较复杂的而不是较简单的模型，可能是因为增加复杂性太容易了：获得校正和证实一个较复杂的模型所必需的数据是相当困难的。我们在此已多次重复，必须根据问题、系统

及可用数据来选择模型的复杂性。

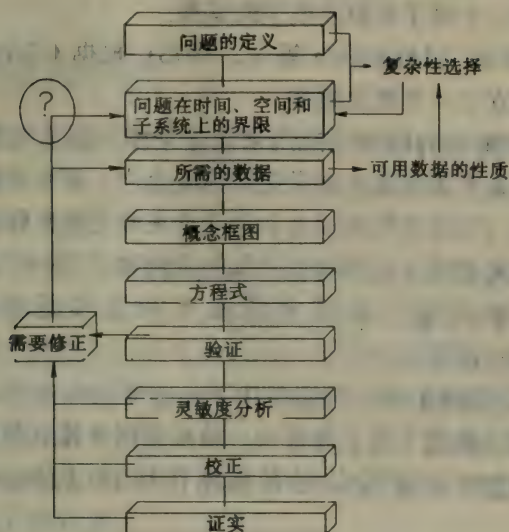


图 2.2 尝试性的建模程序。

图 2.2 中提出的尝试性建模过程仅是许多可用过程中的一种，但其他可能过程的成分却近似于相同。模型的目的是目标决定了它的性质。步骤：建立概念框图，验证和证实，在所有过程中都是重复的。如第 2.1 节中所提到的，当已知所有参数都足够精确时，校正和灵敏度分析就显得多余了。

但是，建模应看作是一个不断重复的过程。当第一个实例中的模型经过验证、校正和证实之后，会出现如何去改进此模型的新的想法。建模者将一次又一次地希望把从实验或科学文献得到的新的数据、知识和经验，装入模型内部。这意味着他至少在某种程度上必将再次通过整个过程以建立一个更好的模型。建模者明白他总能建造一个更好的模型，使它具有较高的精确性，是一个较好的预测工具，或包含比以前模型更多的有关细节。他将逐渐接近于理想的模型，但决不会达到理想的模型。然而，有限资

源迟早会中止重复，这时建模者将宣告他的模型在给定的限度内是够好的了。

下面用一个例子来叙述模型的发展：

1) 1973 年 (Jørgensen 等人, 1973) 根据 Glumøf 湖泊的综合研究建立了一个概念模型。

2) 这个最初的模型不能用来建立预测，因为它作为一个生态系统，只是有关湖泊生态学知识的概念化。下一步的目标是建立富营养化（以浮游植物浓度和透明度来测定的）和湖泊的营养物输入之间的关系。结果根据附加的资料建立了一个着重于富营养化的数学模型。此模型的校正和证实是令人满意的 (Jørgensen, 1976)。

3) 在以后两年中，对模型作了几次可能的改进，结果少许改变了模型，改进了校正和证实。该模型用来建立各种管理对策的预测，这些对策可以更客观地作比较 (Jørgensen et al., 1978)。

4) 模型校正和证实的经验表明，可用的数据并不能恰当地反应模型中最重要状态变量——浮游植物的动态。在 1973~1976 期间，采样频率是每月一次，为了获得更精确校正所需的更好的数据，把春季到夏季开花时期的采样频率增加到每周 3~4 次 (Jørgensen et al., 1981)。

5) 1981 年采取了废水截流，使得有可能证实建立于 1978 年的预测。以前，模型是在不改变营养物负荷的情况下进行证实的，但营养物负荷的显著减少是否会引起生态系统中这样的变化，使以前提出的模型无效，这是一个未解决的问题。在预测证实的同时，检验其他可能的改进，并作了一些适当的改变。预测的证实在所有情况下都给出明确的结果：模型是一种很好的预测工具，但通过使用最关键的参数的现行改变来说明通过营养物的减少所观察到的种类组成的变化，可得到进一步的改进 (Jørgensen et al., 1985 和 Jørgensen, 1985)。

6) 因此，进一步的改进似乎可按这样的方向进行：把动态

结构结合到模型中以提高模型在完全改变了的情况下作出预测的能力。

2.3 生态模型的类型

识别模型各种类型之间的区别和简要地讨论模型类型的选择是很有用的。事实上，在绪论中已将模型归为两大类：研究或科学模型和管理模型。

表 2.1a 列出了其他成对的模型类型。随机模型包括随机输入扰动和随机测量误差，见图 2.3。如果将这两者都假设为零，那么随机模型就简化为决定性模型，只要参数是确知的而不是用统计分布估计的。值得强调的是，决定性模型就相当于人们对系统的行为有透彻的了解这一假设。这就是说，系统的未来响应是完全决定于对当前状态的了解和未来的测量输入。随机模型仅在本书少数地方涉及到。

分室模型和矩阵模型的表达式的应用并不一致，但是有些建模者完全用表 2.1a 所列的数学公式来区别这两类模型。书中使用这两种数学公式，但并不广泛使用这种分类。

简化模型和整体模型的分类是以模型的科学概念的差别为依据的。简化模型建立者试图组合尽可能多的系统细节，使之能够掌握系统的行为。他们认为系统的性质是所有细节的总和。另一方面，整体模型建立者试图利用一般的系统原则，把生态系统的性质当作一个系统包括在模型中。在这情况下，考虑的是系统的性质而不是所有细节的总和，但是由于子系统作为一个单元起作用，所以整个系统具有一些附加的性质。

动态系统可有 4 种状态。初始状态经瞬时状态变到另一种状态，其中系统围绕着一稳定状态振动，如图 2.4 所示。瞬时阶段只能用动态模型来描述，动态模型是用微分或差分方程来描述系统对外部因素的响应。微分方程用来表示状态随时间的连续变化，而差分方程用来表示状态随时间的离散变化。稳定状态对应

于全部导数为零的情况。围绕稳定状态的振动用动态模型来描述，而稳定状态本身可以用一个静态模型来表示。由于在稳定状态所有导数为零，所以静态模型就简化为一组代数方程。一些动态系统，例如有限循环系统，没有稳定状态，这表明存在极限环。这第四种状态可能性显然需要用一个动态模型来描述系统的特性。在此情况下，系统总是非线性的，虽然存在具有稳定状态的非线性系统。

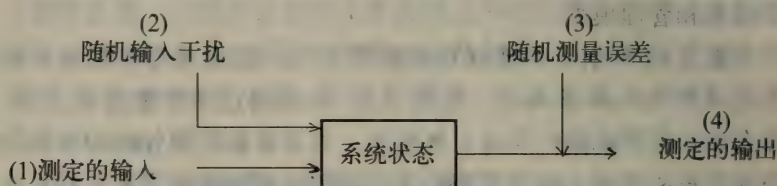


图2.3 考虑(1)，(2)和(3)的一个随机模型，而决定性模型假设(2)和(3)为零。

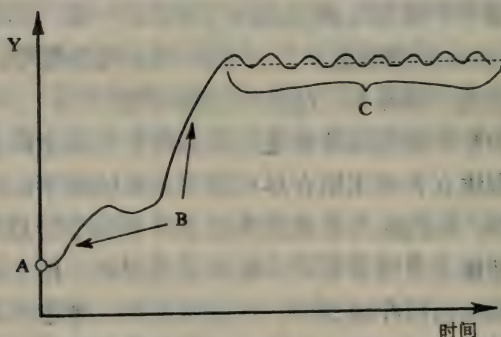


图2.4 Y是表示为时间函数的状态变量。A是初始状态，B是瞬时状态，C摆动于稳定状态附近。虚线对应于稳定状态，它可以用静态模型来描述。

因此，静态模型假设所有的变量和参数都是与时间无关的。静态模型的优点在于能通过消去模型关系中的独立变量之一来简化以后的计算工作。典型的例子是这样—个模型，它对废水排

放、温度和流率条件随平均时间变化的情况计算河流系统中质量的空间变化的平均。通过对各种稳定状态情况进行比较,此模型可以用作管理模型,但不能用来预测何时出现这些情况。如果必须应用预报系统,那就有必要使用动态模型,它是以随时间变化的状态变量为特征的。第 7.4 节所介绍的富营养化模型是一个动态模型的典型例子。此模型能用来预测湖泊生态系统在营养物去除处理开始后的响应。在这种情况下,预报能够描述作为时间函数的水质的逐步改善。

分布参数模型考虑了变量在时间和空间上的变化。典型的例子是溶解物质沿着河流迁移的平流-扩散模型。它可包括三个正交方向上的变化。但分析者可根据以前的观测决定溶解物质沿着一个或二个方向的梯度是否值得包括在模型中。因而假设水质应是均匀的,并且在一个确定的体积内与位置无关。根据该假设,分布参数模型可以简化为集中参数模型。集中参数模型的典型例子是不断搅动容器反应器得到湖泊水质动态的理想化。集中参数模型经常用常微分方程来定义,而分布参数模型通常用偏微分方程来定义。

大多数分布参数模型和集中参数模型是非线性的,这一类非线性模型的特殊情况是线性模型。线性模型的最大优点是它服从叠加原理。如果输入强制函数 IF 给出了输出响应 OR , 同样地,如果强制函数 IFF 与输出 ORR 有关系,那么输入组合 $(aIF+bIFF)$ 将产生模型响应是 $(aOR+bORR)$, 其中 a 和 b 是常数。

因果关系模型或内部描述模型表征输入怎样与状态连结,状态之间如何连结以及状态与系统的输出如何连结,而黑箱模型仅是反映输入作怎么样的改变会影响输出响应。换句话说,因果关系模型提供了过程行为内部机制的描述。黑箱模型只涉及可测定的部分:输入和输出。

把营养物输入与水库中浮游植物浓度直接联系起来的模型是黑箱模型的一个例子。根据强制函数(营养物输入)和水库中测定

的浮游植物浓度的统计分析可以找出它们之间的关系。另一方面, 如果模型中的过程是用给出关系的方程来描述的话, 那么这模型就是因果关系模型。

在建模者对过程的了解相当有限的情况下, 他宁愿用黑箱模型来描述。但是, 用黑箱模型的缺点是它只限于应用到被考虑的生态系统或至少是一个类似的生态系统。如果需要一般性的应用, 那么有必要去建立一个因果关系模型。主要由于因果关系模型使模型使用者能很好地理解生态系统的功能, 所以它比黑箱模型更广泛地应用于生态学。

表 2.1a 模型的分类(成对模型类型)

模型类型	特 性
研究模型 管理模型	用作研究工具 用作管理工具
确定性模型 随机性模型	预测值可以确切地算出 预测值取决于概率分布
分室模型 矩阵模型	定义系统的变量用依赖于时间的微分方程来定量 数学公式中使用矩阵
简化模型 整体模型	包括尽可能多的有关细节 使用一般原则
静态模型 动态模型	定义系统的变量与时间无关 定义系统的变量是时间(或空间)的函数
分布参数模型 集中参数模型	把参数考虑为时间和空间的函数 在规定的空间或时间中参数视作为常数
线性模型 非线性模型	连续使用一阶方程 一个或多个方程不是一阶的
因果模型 黑箱模型	根据因果关系, 输入、状态和输出是相互有关的 输入、干扰仅影响到输出响应, 不需要因果关系
自控模型 非自控模型	导数不是明显地依赖于自变量(时间) 导数明显地依赖于自变量(时间)

表 2.1b 模型识别

模型类型	组织	格局	测量	例子
生物种群统计	种或遗传信息的保存	生活史	个体数或种数	第6章
生物力能学	能量守恒	能流	能量	第4章
生物地化	质量守恒	元素循环	质量或浓度	第7章

自控模型不是明显地依赖于时间(自变量):

$$\frac{dy}{dt} = ay^b + cy^d + e \quad (2.1)$$

非自控模型包含 $g(t)$ 项, 它使导数依赖于时间, 如:

$$\frac{dy}{dt} = ay^b + cy^d + e + g(t) \quad (2.2)$$

当导数是线性函数时, 齐次和非齐次模型的表达式常用来分别表示自控模型和非自控模型。

表 2.1b 显示了另一种模型分类。这三类模型之间的区别在于选择作为状态变量的组份。如果模型旨在描述一些个体、种或种类, 那么这种模型叫做生物种群统计模型; 描述能流的模型叫做生物力能学模型, 并且它的状态变量典型地表示为 kW 或每单位体积或单位面积的 kW; 生物地化模型是考虑物质流的情况, 它的状态变量用 kg、 kg/m^3 或 kg/m^2 表示, 这种模型常常包括一个或多个元素的循环。

在第 6 章中生物种群统计模型主要讨论建立种群动态模型, 而“生物—地化动态模型”这一章的中心是关于生物地化模型。能量在一定程度内可代替有机物, 因为 1 公斤生物物质能给出一定的能量值。因此常常十分简单地将生物地化模型转变成描述能量循环的生物力能学模型。这两种模型之间的差别是很小的, 往往只牵涉到有关概念方面, 见第 4 章。

2.4 模型的复杂性及结构的选择

建模者明确了准备建立模型的范围、生态系统的基本性质和

可用数据之后，下一步就是建立模型的概念框图。因为建模是一个迭代过程，所以必须回过头来重新定义问题或补充所需的数据，这一工作也许在概念化阶段后就进行。但是，有时候要补充大量可用数据是不可能的，因此建模者被迫去简化已处在这个阶段的模型。模型由问题、生态系统和数据所决定。甚至对大多数热心的建模者来说，资源都是有限的。

因此，数学模型总是若干简化和假设的结果。建立正确的数学模型是一个困难的任务。一个生态系统可以根据计划的目的用几种方式来建立模型。子系统和模型成分的选择是任意的。因此，对同一环境可导出几个替换模型，给定了建模的目的，通常没有客观的方法可用来选择一个特别的模型以代替另一个。分室的选择涉及被研究系统的概念化，使得从模型中能获得正确的信息。概念化过程是最基本的，因为一旦在此水平上作出了决定，所有的结果和结论都与这一选择有关。

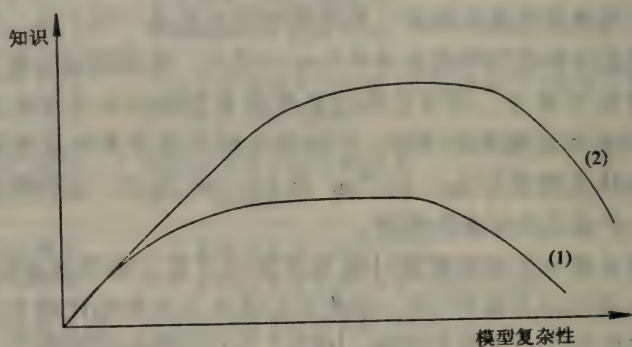


图2.5 知识与模型复杂性(例如根据状态变量数目测定的)的坐标图。知识增加直到某一水平。超过这一水平增加复杂性不会增加系统的知识，在某一水平，知识还会减少。(2)相对于一个可用的数据集，它比(1)综合性更强或质量更好。

构成概念模型的各种方法将在第4章中讨论，这里考虑的仅是当建模者在选择模型的复杂性和结构时所接触到的。只有少数理论方法可用于解决这个关键问题，但是无论如何还是能够给出

一些关于模型选择的指南。

能够说明真实系统全部输入输出行为并且在所有实验框架中都有效的模型不可能完全被了解 (Zeigler, 1976), Zeigler 称这种模型为基础模型, 这种模型是非常复杂的并且需要如此大量的计算手段, 以致模拟几乎是不可能的。一个生态系统的基础模型从未完全被了解, 这是由于系统的复杂性和观测所有状态的不可能性。然而, 给定了流行的实验框架, 建模者很可能会发现建立一个相对简单而能在这一框架中工作的模型是可能的。这是一个集中参数模型, 是建模者用集中在一起的成分和简化的相互作用来反映生态系统 (Zeigler, 1976)。

一般总假设一个模型通过增加越来越多的连接, 直至一点, 可使它更真实。在这点之后, 增加新的参数对模拟的改善并没有更多的贡献, 相反, 更多的参数隐含着更多的不确定性, 这是因为对流动可能缺乏信息, 而流动是用参数来定量的。给出了一定量的数据, 新的状态变量或参数的增加超过一定的模型复杂性并不能增加我们建立生态系统模型的能力, 而只会增加未考虑到的不确定性。这些想法在图 2.5 中可以看得很清楚。由模型获得的知识与模型复杂性 (例如以状态变量的数目或以连接的数目来测定的) 之间的关系显示了数据质和量的两个水平。所讨论的问题可用这个图来公式化: 应该怎样选择模型的复杂性和结构来保证我们获得的知识是最优的, 或怎样能最好地回答对模型提出的问题。Costanza 和 Sklar (1985) 对 87 种不同的湿地数学模型检验了清晰度、精确度和有效性。他们使用下面式子作为清晰度指标:

$$A_i = \frac{N_i - 1}{k_i + (N_i - 1)} \times 100 \quad (2.3)$$

其中 A_i 是模式 i 的清晰度指标, N_i 是模式 i 的单元数, k_i 是模式 i 的尺度因子。每个模式的单元数是: 分量模式的分量或状态变量数目 N_c , 时间模式的时步数 N_t , 空间模式的空间单位数 N_s 。选择尺度因子以反映在模式中增加单元数的相对困难程

度, 并给出每个模式中最清晰的现存模型的最大容量的一种想法。所选择的分量、时间和空间的尺度因子分别是:

$$k_c = 50 \quad k_t = 1000 \quad k_s = 5000$$

它们计算模型和数据两者清晰度指数, 由于用 10,000 或更大的时步执行模拟模型是比较容易的, 而以此频率去收集有关数据是非常困难的。这就是说数据的清晰度常常是限制因子。对所检验的 87 个模型中的每个模型找出了三种模式的平均清晰度指标。

精确度指标由模型所解释的总(历史的)变异的百分率计算, 对所有三种模式取平均, 并表示为 0 至 1 之间的一个分数。平均值用于使指标关于所有三种清晰度模式的标准化的, 并估计模型的精确度, 估计为总体最大可能精确度的一个百分率。

Costanza 和 Sklar 利用有效性或解释能力的指标来排列模型。这个指标是每种模式的决定性系数, 乘上数据的最小值或该模式的模型清晰度指标, 再取三种模式的平均值。在此情况下最有效的模型是这样—个模型, 它使增加清晰度的代价与增加精确度的效益相平衡, 使对系统的全部模型作出最好解释。

这种评论的结果摘要列于表 2.2 及图 2.6 和 2.7。表中只列出了 26 种模型, 这些模型的数据资料足以作出全部计算。图 2.7 指出了一种有意义的结果, 因为它支持图 2.5 所示的较富有哲理的阐述。请注意, 图 2.7 中使用的有效性指标不同于表 2.2 所使用的。它几乎高出表中的 2 倍。当然, 所有指标必须相对地考虑, 作者的观点是由于少量的支持数据, 这些结果应该看作一个假设。

来自模型评述的结果具有一些有意义的科学前景。过去, 科学家们为了达到较高精确性而试图收缩问题的范围。这就导致具有较低复杂性但较高描述精确性的模型。这些结果并无多少新意。

然而, 自然界是复杂的。利用对狭窄问题的准确回答, 不可能描述全部物种对所有可能影响(强制函数)的组合的反应。在物理学上, 按照 Heisenberg 不确定性关系, 要同时知道粒子的正确位置和速度是不可能的, 这可以用 Bohr 的互补原理来解

释：观察者对物体的观察效应。在生态学上，也有一个类似的不确定关系：不可能在同一时间里精确地描述所有的成分和过程。模型中元素的数目和模型的描述精确度的乘积有一个上限，建模者的权衡是介于对少数事了解很多与对多数事了解很少之间。自

表 2.2 模型特征的总结

参考模型					
作者	日期	PCNL	清晰度	描述性精确度	有效性
Walters et al.	1980.2	50.0	20.5837	0.253333	7.82181
Gardner et al.	1980.0	50.0	7.1701	0.593333	6.38183
Jørgensen	1982.0	35.8	9.1769	0.460000	6.33204
Huff 和 Young	1980.0	0.0	6.4299	0.286667	5.52973
Mitsch	1976.1	47.8	7.5038	0.466667	5.24333
Miller et al.	1976.0	50.0	4.8895	0.560000	4.10720
Brown	1978.1	41.6	3.8755	0.626667	3.64298
Ondok 和 Pokorny	1982.0	14.3	3.7226	0.586667	3.27587
Burns 和 Taylor	1979.1	8.0	3.5714	0.293333	3.14286
Wheeler et al.	1978.0	0.0	3.0303	0.273333	2.48485
Wiegert	1971.3	50.0	3.0436	0.260000	2.36364
Wiegert	1971.2	50.0	3.0436	0.226667	2.06061
Walters et al.	1980.1	50.02	0.5837	0.066667	2.05837
Botkin et al.	1972.0	20.03	8.1976	0.100000	1.93548
Richey	1977.0	33.3	3.7706	0.333333	1.79904
Sklar	1983.1	45.2	3.7797	0.266667	1.51189
Halfon	1979.0	0.0	1.4983	0.633333	1.42338
Hopkinson 和 Day	1980.0	0.0	3.3801	0.453333	0.93508
Paschal et al.	1979.0	50.0	6.3024	0.106667	0.90484
Stone 和 McHugh	1979.0	0.0	4.8535	0.230000	0.88462
Nyholm	1978.1	50.0	3.8360	0.153333	0.88228
Huff et al.	1973.0	50.0	4.8430	0.246667	0.55458
White et al.	1978.0	0.0	0.9096	0.386667	0.52759
Wiegert	1971.5	50.0	3.0436	0.230000	0.45098
Sklar	1983.0	45.2	0.7694	0.333333	0.37471
Wiegert	1971.4	50.0	3.0436	0.063333	0.35849

(摘自 Costanza and Sklar 1985)。

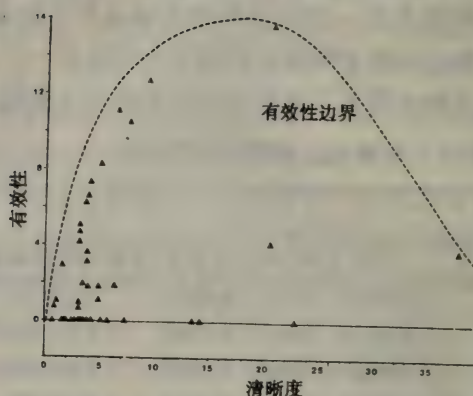


图2.6 在本研究中所述模型的有效性对清晰度指标的坐标图，显示了当前准确度边界。(Costanza and Sklar 1985)。

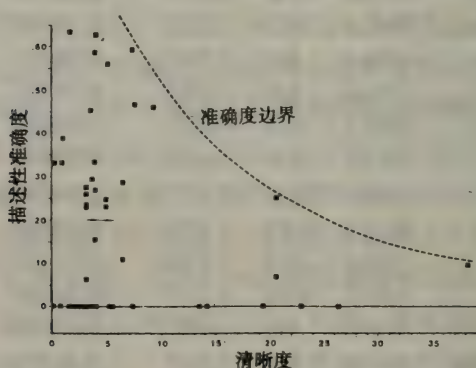


图2.7 清晰度指标对描述性精确度指标的坐标图，显示了当前有效性边界 (Costanza and Sklar 1985)。

然界的复杂性只可以用统计上大量元素来描述，因此近年来科学工作者从模型和系统的观点出发更综合地考察自然。这使我们对许多事了解得稍多一些。按照 Costanza 和 Sklar 观点，我们必须构造高度有效的模型，这个有效性是它能解释多少（清晰度）与它能解释得多好（描述精确度）两者的函数。

用更实用的方式也可能解决同样的问题。如果我们估计出可用于一项计划的最大资源量相当于 10^8 次测量或测定，那末两个极端情况就是：应用这些测量来得到少量信息，但具有很高的精确度，或者对一个非常复杂的系统，从数据中获得尽可能多的信息。如果我们估计一次测量可获得的精确度相对地是 0.1——它是 10% 标准差——则在第一种情况，我们可得到精确度是 $0.1 / \sqrt{10^8} = 10^{-5}$ 。在后一种情况，问题是在我们的模型中可以考虑多少个状态变量（分量）并仍有所考虑系统问题的较好图像。如果有两个相关的状态变量，并想得到它们关系的一个图像，则至少需要三个测量。只作两个测量，就不能确定函数究竟是线性的还是非线性的。相应地，如果有三个相关变量并想得到它们的变化和相互作用的图像，那就需要描述平面的形状。因此，至少需要 $3^2 = 9$ 个测量。最后，如果我们考虑 n 个状态变量，并且不能排除任何相互关系，则必须有 3^{n-1} 个测量。由 $3^{n-1} < 10^8$ ，我们可以解得 $n < 18$ 。

根据以上的这些考虑，可以立出第一个近似的生态学(生物学)不确定关系：

$$\frac{10^5 \cdot \Delta x}{\sqrt{3^{n-1}}} \leq 1 \quad (2.4)$$

其中 Δx 是一种“情况”的相对精确度(标准差)， n 是模型中分量数目，时间和空间坐标。注意，在此先假设了我们考虑相关变量，即关系式对它们是有效的。无疑，一个模型经常要尝试一些关系式，这对所考虑的问题是可以省略的。

很明显，相关状态变量数目的增加会很快需要许多测量，由于缺少人力，要证实这样的模型就变得不可能了。

只有两种克服该困境的可能性：或者限制模型中状态变量的数目接近于 15~20 个，或者用整体方法和模型，最好用高水平的科学定律来描述系统。见第 2.3 节关于整体和简化方法的讨论。

通过充分了解系统，就有可能建立起物质的或能量的流程

图。这可看作是它本身的概念模型，但在这一方面，它的作用是去认识所研究模型的最重要的流。我们用银泉的能流图（见图 2.8）作为一个例子。如果模型的目的是为了对各种温度条件和肥料输入的净初级生产进行预测，那么在模型中包括植物、食草动物、食肉动物以及分解者（由于它们矿化有机物）似乎是很重要的。由这四种状态变量组成一个模型就足够了，可以删去预报食肉动物、输入和输出。

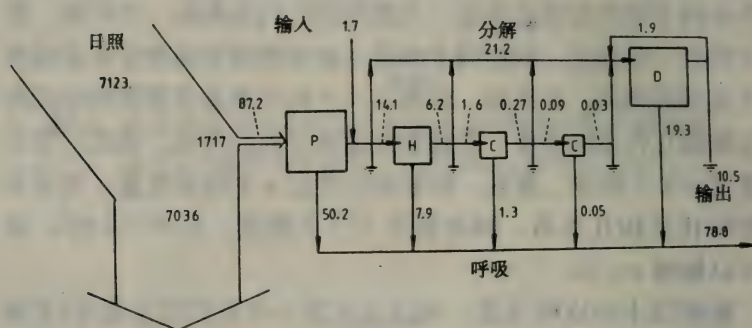


图2.8 佛罗里达州银泉的能流图，图中的单位千卡/平方米/年（根据 Odum 改编，1957）。

由于不同的生态系统的能流是不同的，所以选择的模型也应是不同的。一种类型生态系统（例如湖泊）的一般性模型是不存在的，相反，采用符合生态系统特性的模型是很必要的。图 2.9 和图 2.10 表示了两个不同湖泊——丹麦的浅水湖和东非的维多利亚湖——的两个富营养模型中磷的流程。后者不时出现温跃层，它意味着湖泊应该至少分成两个水平层（Jørgensen, et al., 1983）。两个湖泊中的食物网也是不同的，在维多利亚湖中食草鱼类以浮游植物为食，而在丹麦湖中完全是以浮游动物为食的。这些差别也反映在为这两个生态系统建立的模型中。

在许多浅水湖中由风引起的物理过程起着重要作用。在 Balaton 湖中，风搅拌起几乎完全由钙化合物组成的沉积物，它

对磷化合物有很高的吸附能力。因此，Balaton 湖的研究表明，由于这种作用，从水柱体到沉积物，含磷化合物的物质流是很显著的。因此恰当地描述沉积物的搅拌、悬浮物上磷化合物的吸附和沉积作用必须包括在该湖的富营养化模型中。

Halfon 等人 (1978 和 1979) 用了另一种方法。他们检查不同复杂性的模型并按照证实结果进行整理。当有几个状态变量进行比较时，有必要去比较向量或加权状态变量。

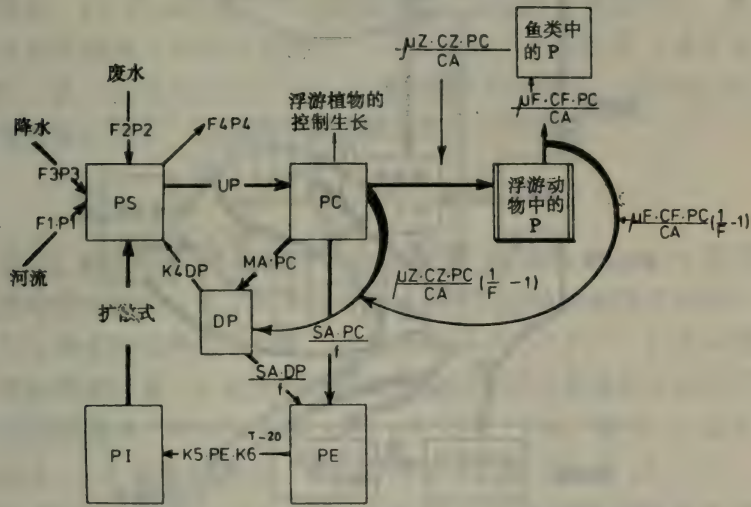


图 2.9 磷循环。过程的方程包括在图中。

Jørgensen 和 Mejer (1979) 用了所谓生态缓冲能力的反向灵敏度的检验来选择状态变量。生态缓冲能力的概念可定义为

$$\beta = \frac{dF}{d(S_t)} \quad (2.5)$$

其中 S_t 是状态变量， F 是强制函数。当然，对应于状态变量和强制函数的所有可能组合，有可能定义许多种不同的缓冲能力。然而，模型的范围常常会指出缓冲能力应该在焦点上。例如，对一个富营养化模型，磷的输入（或营养物）改变了浮游植物的

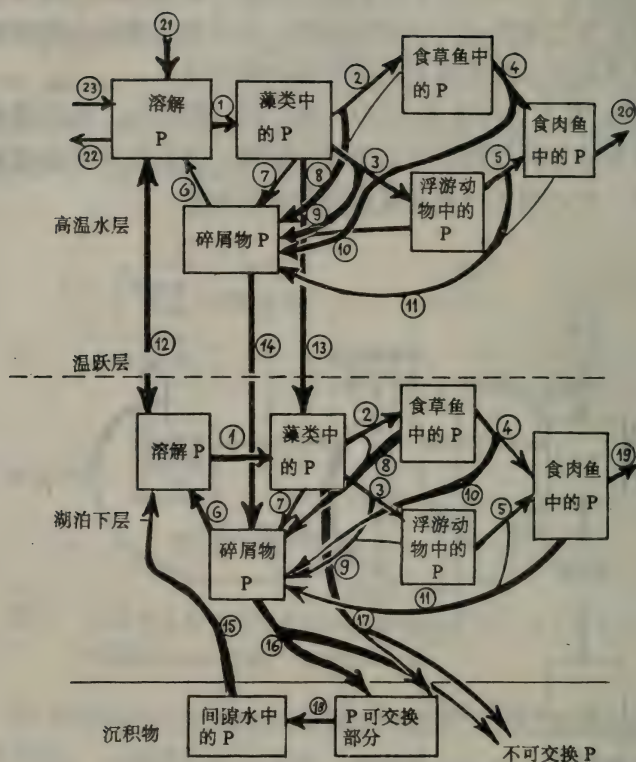


图2.10 用磷循环说明的富营养化模型。箭头表示过程。考虑温跃层，数字的解释如下：1)藻类的磷吸收，2)食草鱼的食藻，3)浮游动物的食藻，4)，5)分别是食肉鱼对鱼类和浮游动物的捕食，6)矿化作用，7)藻类的死亡率，8)，9)，10)，11)食藻和捕食损失，12)高温水层与湖泊下层之间的磷交换，13)藻类的沉降(高温水层-下层)，14)碎屑物的沉降(高温水层-下层)，15)从间隙水到湖水的磷扩散，16)碎屑物的沉降(下层-沉积物)(部分进入不可交换部分)，17)藻类的沉降(下层-沉积物)(部分进入不可交换部分)，18)可交换部分中的磷矿化作用，19)，20)渔业，21)降水，22)流出，23)流入(支流)。

浓度。现在，建模者检查在焦点上的缓冲能力与状态变量数目之间的关系。只要加入一个额外的状态变量就能显著地改变缓冲能力，模型的复杂性就会增加。但是，如果附加的状态变量并不显著改变缓冲能力，那么所增加的模型复杂性仅是增加了参数的数目，因此，加入了不确定性。

输入湖中的磷是河流 $F1 \times P1$ ，废水 $F2 \times P2$ ，降水 $F3 \times P3$ 。F 代表流量，P 是流量中含磷浓度。 $F4 \times P4$ 是输出（流量乘磷浓度）。P4 是总磷，PS 是溶解磷，它被浮游植物以 UP 比率吸收。PC 代表浮游植物中磷的浓度，用每升水毫克表示。模型分两步描述了浮游植物动态：第一步是营养物吸收（这里是 UP），第二步是由细胞内营养物浓度所控制的生长，图中以 PC 出发的箭头表示。食藻的浮游动物生长是一阶反应：

$$\mu Z \times CZ \times PC / CA$$

这里 μZ 是增长率，CZ 是浮游动物浓度，它乘以 PC / CA 得到浮游动物中磷的份量，因为这里假设了在浮游植物和浮游动物中磷与生物量的比率是相同的。食藻率乘以 $(1 / F) - 1$ 表示食藻者的粪便产量。F 是食物吸收效率。用类似方程来描述鱼对浮游动物的捕食。鱼的生长是 $\mu F \times CF \times PC / CA$ ，其中 μF 是鱼的生长，CF 是鱼的密度。捕食者的粪便产量相应是 $\mu F \times CF \times PC / CA (1 / F) - 1$ ， CP / CA 是从浮游动物得到鱼中的磷，这里也假设了磷与生物量的比率在鱼与浮游植物中是相同的。 $SA \times PC$ 是浮游植物的沉降。 f 表示 PC 到 PE 的比率，PE 是沉积物中的可交换磷。 $SA \times PC / (1 - f)$ 代表不再释放到水中去的不可交换磷。 $MA \times PC$ 表示浮游植物中磷的一级衰变。MA 是死亡率。DP 是碎屑物中的磷，它按一阶反应矿化，K4 是率常数。PE 以 $K5 \times PE \cdot K6^{T-20}$ 速率进行一阶反应矿化，其中 K5 是率常数， $K6^{T-20}$ 表示温度依赖性。许多其他率常数也依赖于温度，但在图中没有表示出来。PI 是间隙水中的磷，它是作为可溶磷（PS）通过扩散释放到水中去的。

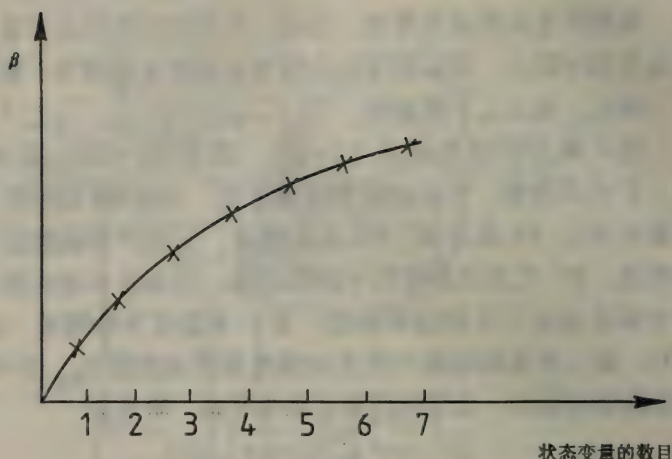


图2.11 说明丹麦浅水湖富营养化模型的缓冲能力的图。在该例中，对重要营养物中的每一个（碳、磷和氮），选择了具有六个状态变量的模型。可以看到，第七个状态变量对缓冲能力的改变是很小的。一个附加的浮游植物种和一个浮游动物种作为第七个状态变量被检验。也可以检验其他的可能性。必须指出，缓冲能力不一定象本图的情况那样，随状态变量的数目而增加。

图 2.11 说明了丹麦浅水湖富营养化模型的缓冲能力。对每一个重要营养物（碳、磷和氮）选择了具有六个状态变量的模型。

正如所看到的，第七个状态变量对缓冲能力只有很小的改变。一个附加的浮游动物种和一个附加的浮游植物种作为第七个状态变量加以检验。也可以检验其他的可能性，就这点而论，必须指出，缓冲能力不一定随状态变量数目而增加，就象图 2.11 的情况。

Halfon (1983) 把 Bossermann 的再循环测度（见 Bossermann 1980 和 1982）用作选择模型结构标准的连接性指标。生态系统具有一定的再循环，一个生态模型必须模仿这种

再循环。如果模型结构太松散，不能模拟许多再循环，就会把结构的不确定性带入模型。增加连接或状态变量会改进模型的连接性和再循环。然而在某一点增加新的连接对模型的特性不会有有多大改进，因此从模型性能的观点出发，这些附加的连接是无用的。应该引用一个例子来说明模型结构选择的这种方法。

状态变量之间的相互连接的格局可以用邻接矩阵 A 来表示。当 $i-j$ 之间存在直接连接时，邻接矩阵中元素 $A_{ij}=1$ ，如果不存在直接连接，那么 $A_{ij}=0$ 。一个模型的直接连接性是在邻接矩阵中 1 的数目除以 n^2 ， n 是矩阵的行数或列数。 k 阶的多倍长连接能用矩阵 A^k 的元素来研究。例如矩阵 A^2 表示位置和所有二倍长通道的数目。Bossermann 介绍的再循环测度 c 是幂级数最初的 n 个矩阵中 1 的数目除以 n^3 ，它表示总的可能的 1 的数目。 c 变动于 0 和 1 之间，当没有通道存在时对应于 0，当全部通道都实现时对应于 1。

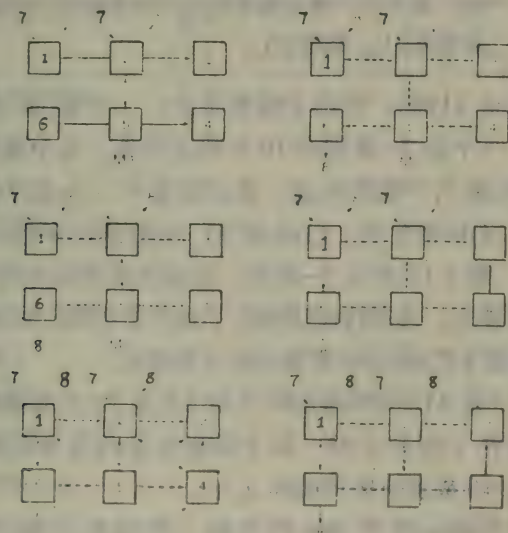


图2.12 具有六个状态变量的第一个模型集的模式结构。悬浮沉积物(1)，水(2)，鱼类(3)，底栖生物(4)，孔隙水(5)，底层沉积物(6)，输入(7)，输出到环境(8)。

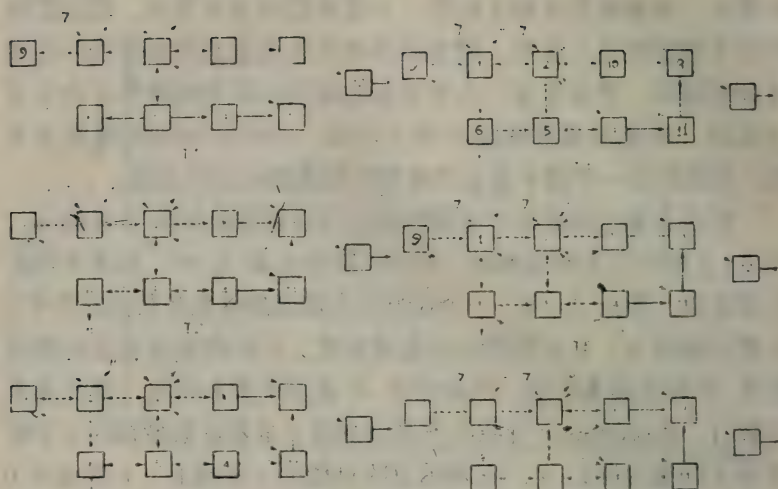


图2.13 具有十个状态变量的第二个模型集的模式结构。悬浮沉积物(1), 水(2), 鱼类(3), 底栖生物(4), 孔隙水(5), 底层沉积物(6), 输入(7), 输出到环境(8), 碎屑物(9), 浮游生物(10), 底栖鱼(11), 海鸥(12)。

Halfon (1983) 用两个模型集合, 一个是 M-模型有 6 个状态变量, 一个是 T-模型有 10 个状态变量。每个集合有递增复杂性(连接性)的六个模型构成。状态变量有: (1)悬浮物质, (2)水, (3)鱼类, (4)底栖生物, (5)孔隙水, (6)底层沉积物。图 2.12 表示 M-模型, 图 2.13 表示 T-模型。后面的模型除有与 M-模型相同的状态变量外, 还有(9)碎屑物, (10)浮游生物, (11)底栖鱼, (12)海鸥, 而数字(7)和(8)分别表示输入和输出。

表 2.3 是 M2 的邻接矩阵, 表 2.4 是 T2 的邻接矩阵。对每个模型集合作了两种分析: 每个状态变量内没有值得考虑的再循环, 即 $a_{jj}=0$ 或者有些再循环 $a_{jj}=1$ 。

表 2.5 表示模型 M4 的指标 c 的完整计算。找到的 c 是 $19+39+46+49+4 \times 49 / 8^3 = 0.682$ 。

表 2.6 和 2.7 是具有或不具有内再循环的 6 个 M-模型和 6 个 T-模型计算结果的总结。

表2.3 模型M2的邻接矩阵。元素 a_{ij} , $j=1, 6$, 可能是0
(无内再循环) 或 1 (内再循环)

		到							
		1	2	3	4	5	6	7	8
从	1 悬浮沉积物	0	1	0	0	0	0	0	1
	2 水	1	0	1	0	1	0	0	1
	3 鱼	0	1	0	0	0	0	0	0
	4 底栖生物	0	0	0	0	1	0	0	0
	5 孔隙水	0	1	0	1	0	1	0	0
	6 底层沉积物	0	0	0	0	1	0	0	1
	7 输入	1	1	0	0	0	0	0	0
	8 输出	0	0	0	0	0	0	0	0

直接连接性 = $16 / 64 = 0.156$ 。

表2.4 模型T2的邻接矩阵。元素 a_{ij} , $j=1, 12$, $j \neq 7$, $j \neq 8$,
可能等于 0 (无内再循环) 或 1 (内再循环)

		到											
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
从	1 悬浮沉积物	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
	2 水	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0
	3 鱼	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	4 底栖生物	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
	5 孔隙水	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
	6 底层沉积物	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0
	7 输入	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	8 输出	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	9 碎屑物	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	10 浮游生物	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0
	11 底栖鱼	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	12 海鸥	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0

直接连接性 = $29 / 144 = 0.194$ 。

表 2.5 M4 模型邻接矩阵的布尔幂和它们的最初 4 个和。 \bar{c} 的计算

A^1	A^1
0 1 0 0 0 1 0	0 1 0 0 0 1 0 1
1 0 1 1 1 0 0 1	1 0 1 1 1 0 0 1
0 1 0 0 0 0 0 0	0 1 0 0 0 0 0 0
0 1 1 0 1 0 0 0	0 1 1 0 1 0 0 0
0 1 0 1 0 1 0 0	0 1 0 1 0 1 0 0
0 0 0 0 1 0 0 1	0 0 0 0 1 0 0 1
1 1 0 0 0 0 0 0	1 1 0 0 0 0 0 0
0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0
A^2	A^1+A^2
1 0 1 1 1 0 0 1	1 1 1 1 1 1 0 1
0 1 1 1 1 1 0 1	1 1 1 1 1 1 0 1
1 0 1 1 1 0 0 1	1 1 1 1 1 0 0 1
1 1 1 1 1 1 0 1	1 1 1 1 1 1 0 1
1 1 1 1 1 0 0 1	1 1 1 1 1 1 0 1
0 1 0 1 0 1 0 0	0 1 0 1 1 1 0 1
1 1 1 1 1 1 0 1	1 1 1 1 1 1 0 1
0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0
A^3	$A^1+A^2+A^3$
0 1 1 1 1 1 0 1	1 1 1 1 1 1 0 1
1 1 1 1 1 1 0 1	1 1 1 1 1 1 0 1
0 1 1 1 1 1 0 1	1 1 1 1 1 1 0 1
1 1 1 1 1 1 0 1	1 1 1 1 1 1 0 1
1 1 1 1 1 1 0 1	1 1 1 1 1 1 0 1
1 1 1 1 1 0 0 1	1 1 1 1 1 1 0 1
1 1 1 1 1 1 0 1	1 1 1 1 1 1 0 1
0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0
A^4	$A^1+A^2+A^3+A^4$
1 1 1 1 1 1 0 1	1 1 1 1 1 1 0 1
1 1 1 1 1 1 0 1	1 1 1 1 1 1 0 1
1 1 1 1 1 1 0 1	1 1 1 1 1 1 0 1
1 1 1 1 1 1 0 1	1 1 1 1 1 1 0 1
1 1 1 1 1 1 0 1	1 1 1 1 1 1 0 1
1 1 1 1 1 1 0 1	1 1 1 1 1 1 0 1
1 1 1 1 1 1 0 1	1 1 1 1 1 1 0 1
0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0

A^5 到 A^8 与 A^4 是相同的。所有其他的和都是相同的。 \bar{c} = 布尔级数的最初 8 个矩阵中 1 的数目总数 / $n^3 = 0.682$ 。

* 该矩阵是能达性矩阵。

纵观表 2.6 中 M-模型的结果, 我们看到当 c 从 0.449 增加到 0.682 时, 模型 M3 与 M4 之间的显著变化。此外, 尝试了对 6 个 M-模型增加和删除通道, 发现 M4 对增加和删减一些通道的反映没有 M3 灵敏。M5 对个别结构干扰也是不敏感的。这就是说模型 M4 (或 M5 和 M6) 的一个不恰当参数化对模型行为的决定性影响比 M3 小。改进 M5 和 M6 的结构性质不能更好地克服如下事实: M5 和 M6 比 M4 有较多的参数从而也有较多的不确定的流率。在 M 系列矩阵中, M4 是最好的。

同样形式的理由对 T 系列矩阵也是正确的, 结论是: 根据人们对感兴趣系统的信息, 使用 T2 或 T3 作为结构模型。

这样的模型的结构分析不可能完全在真空中完成, 但在探索应用时, 必须与系统联系起来。

然而, 分析可以减少任意选择的数目, 正如它们通常所做的。该方法也应与其他可能的方法平行使用, 从而可看作一个很有用的工具。

表 2.6 具有 6 个状态变量的第一个模型集合的邻接, 矩阵中直接和间接的连接性

模型	直接连接性	\bar{c}
无内再循环 ($a_{jj}=0$)		
M1	0.15625	0.18359
M2	0.23438	0.44531
M3	0.25000	0.44922
M4	0.29688	0.68164
M5	0.37500	0.71289
M6	0.40625	0.72070
有内再循环 ($a_{jj}=1$)		
M1	0.25000	0.38281
M2	0.32813	0.68945
M3	0.34375	0.69531
M4	0.39063	0.71289
M5	0.46875	0.72852
M6	0.5000	0.73243

表 2.7 具有 10 个状态变量的第二个模型集合的邻接矩阵中
直接和间接的连接性

模型	直接连接性	\bar{c}
无内再循环 ($a_{ij}=0$)		
T1	0.15972	0.33391
T2	0.19444	0.66898
T3	0.20139	0.67419
T4	0.21528	0.69734
T5	0.25000	0.71065
T6	0.26389	0.71412
有内再循环 ($a_{ij}=1$)		
T1	0.22917	0.50637
T2	0.26389	0.71470
T3	0.27083	0.71759
T4	0.28472	0.72454
T5	0.31944	0.73264
T6	0.33333	0.73438

复杂性的选择和模型的构造接近于聚合问题。聚合是把系统某些同质成分联合成块，每个聚合块是一个新成分，其性质是根据聚合规则定义的。但是至今，聚合的理论进展还是很少。如果模型是非线性的，检验聚合是否可能的唯一方法是比较两种形式模型的输出。

从各种现有方法可以推断出模型结构不应该随机地或任意地选择，而建模者应该对问题使用现有的方法使一定的客观性进入建模的这个阶段。因为整个模型结果主要取决于模型的构造和复杂性，正如上面几次所提出的，这使得建模者在建模过程的这一阶段花费少量时间进行模型的复杂性和构造的合适与更客观的选择。经验表明，如果模型已作了校正，并且，证实阶段表明可能需要改进，会节省后一步的一些模型修改。但是这不牵涉到模型结构在后一步的修正可以省略。所介绍的模型结构选择的方法不是如此严格以致一开始总是选择到最好的模型。方法会帮助建模

者排除一些不是切实可行的模型，但不一定选择最好的和唯一正确的模型。即使那样，也应看作具有很大的优点。

2.5 验证

生态系统和问题是概念框图的基础，也可看作是它本身的模型。因此，第4章将讨论各种形式的概念模型，并在该章中表明，这样的概念模型可以用作管理工具也可以用作科学工具。根据图2.2，概念化之后将立出过程的数学公式。第3章将给出各种生态过程可能的公式化的概述。在完成建模过程的这两个步骤后，接着是验证，见图2.2。

Findeise 等人 (1979) 给出验证的下述定义：如果模型运转符合建模者的要求，那就称模型已被验证。这定义意指：有一个模型要验证，这意味着不仅已建立了模型的方程，而且也给出了参数的合理的实际值。因而，验证、灵敏度分析和校准的序列不一定看作是刻板的逐步过程，而是作为重复的运算过程。最初给模型的是来自文献的实际参数值，然后粗略地校准，最后可以验证模型，继之以灵敏度分析和较仔细的校准。模型建造者必须多次重复该过程，直至验证和校准阶段的模型输出使他满意。

在这一期间的某些阶段，几乎不可避免地要对模型中理想化噪声序列的统计性质作出假设。为要符合白噪声性质，任何误差序列应该大致地满足下述约束：它的平均值为零，它不与其他任何误差序列相关，也不与测出的输入强制函数的序列相关。因此，这种方式的误差序列的评价实质上提供了一种核对：最后的模型是否使模型固有的某些假设无效。若误差序列与它们的期望性质不相符，那么模型并没有充分地刻划出所观察到的动态行为的所有较决定性的特征。因此，应该修改模型结构以容纳附加的关系。

验证部分可概括为：

- 1) 误差（模型输出与观察的比较）必须具有近似于零的均值。
- 2) 误差不是交互相关的。
- 3) 误差与测出的输入强制函数不相关。

这种分析的结果在 Beck (1978) 的文章中有非常详尽的说明。应注意这一分析要求采样和分析(观察)中的标准离差有好的估计。

此外,与上面提到的 1~3 点同样重要的是,验证还需要对模型的内部逻辑作检验:模型是否具有预见的因果关系?对于扰的响应是否符合期望?

验证的这个部分在一定程度上是以主观标准为依据的。一般,模型建造者将模型的反应立成几个问题。他使强制函数或初始条件产生变化,并且利用模型对这些变化的响应来模拟。如果响应不是所期望的,那么他必须改变模型结构或方程,只要参数空间许可。典型问题的一些例子会说明这一操作:在河流模型中 BOD5 负荷的增加是否意味着氧浓度的降低?

在同样的模型中温度升高是否意味着氧浓度的降低?当模型中包括光合作用时,氧浓度是否在太阳升起时最低?在被捕食者-捕食者模型中,捕食者密度的减少最初是否意味着被捕食者密度的增加?在一个富营养化模型中,营养物负荷的增加是否使浮游植物的浓度增加?等等。还能举出许多其他的例子。

最后,在验证阶段还应检查模型的长期稳定性。用强制函数波动的某种格局长期运转模型,应该期望状态变量也呈现出波动的某种格局。图 2.14 解释了一个例子,它是一个富营养化模型中的浮游植物和浮游动物的 10 年模拟情况。在所有这 10 年中也使用了各强制函数的相同的年变化,各状态变量的初始值与实例研究中的测得值一致,在这实例研究中,生态系统(湖泊)与主要的强制函数达到了平衡。从图中看到,模型的输出是稳定的。在这种情况下,选择了 10 年的模拟情况作为稳定性检验。这被认为是足够了,因为水的停留时间是 4~6 个月。当然模拟时期应选得足够长,允许模型显示出任何可能的不稳定性。

验证似乎是非常麻烦的,但是对建模者来说是非常必要的执行步骤。通过验证他可以由模型的反应来了解自己的模型,还有,验证是在建立切实可行模型中的一个重要的检验点。这也强

调了具有良好的生态学知识对生态系统建模的重要性，没有这一点，就不可能提出关于模型内部逻辑的正确问题。

遗憾的是，许多模型由于缺乏时间还没有适当地验证，但是经验表明，似乎可能的捷径会导致不可靠的模型，这种模型在后阶段可能需要花更多的时间去补偿所缺少的验证。因此必须强烈提倡在建模过程的这一重要阶段应花费足够的时间去验证并规划必要的资源分配。

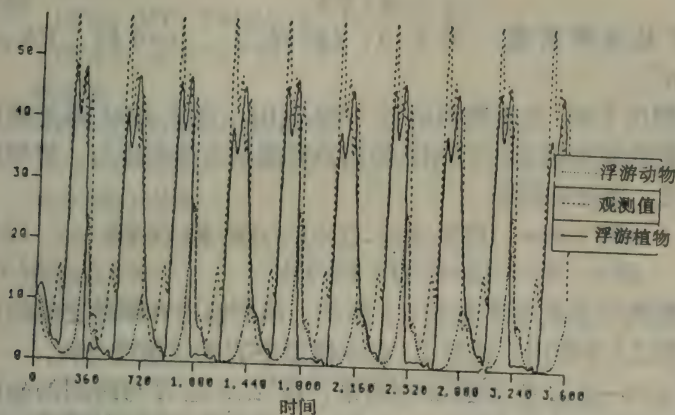


图 2.14 模型验证。浮游植物和浮游动物的十年模拟。
可以断定模型是长期稳定的。

说明 2.1

建立一个模型如果要经历建模过程的所有步骤那将是非常费时的，虽然为了保证获得一个实际可用的模型，这些步骤都是必须做的。本章用几页篇幅选择一个相当基本和不现实的模型来说明一些概念。

图 2.15 给出我们要进一步仔细考虑的模型的概念框图。这里要对一个水生生态系统的磷循环建立模型。我们仅考虑两个状态变量：可溶性磷 (PS)，和藻类中的磷 (PA)。磷输入 (PIN) 后，PS 和 PA 随水流出 (Q) 而输出。系统的体积为 V 。除了这

些强制函数, 对于光合作用, 太阳辐射可描述为

$$S = S_{\max} [1 + \sin(0.008603 * t)] \quad (2.6)$$

其中 S 是太阳辐射, S_{\max} 是最大太阳光, 等于 0.5, t 是时间, Q/V 等于 0.01 (时间⁻¹), PIN 是 1.0 g Pm^{-3} 。

藻类吸收磷 (过程 1, 见图 2.15) 可描述为

$$\mu = S * PA / (PS + K) \quad (2.7)$$

其中 μ 是生长率, K 是米氏常数, 这里等于 1.0 g Pm^{-3} 。过程 2, 藻类中磷的损失, 可用一阶动力学描述

$$= R * PA \quad (2.8)$$

其中 R 是速率常数, 等于 0.1 (时间⁻¹)。 $t=0$ 时, $PA_0 = 1.0 \text{ g Pm}^{-3}$ 。

模型用 DSL 动态模拟语言 / VS 写出, 这是 IBM 最近推出的一种新的模拟语言。CSMP 的用户可能熟悉某些语句, 模型运行 365 天。微分方程是

$$dPS / dt = (PIN - PS) Q / V - (\mu - R) * PA \quad (2.9)$$

$$dPA / dt = (\mu - R - Q / V) PA \quad (2.10)$$

完整的计算机程序如表 2.8 所示。模型输出和测量之间的比较在说明 2.3 中作出, 说明 2.2 表示模型中 K 的灵敏度分析。

图 2.16~2.22 给出验证的结果。图 2.16 是 S 与时间的坐标图。状态变量的行为在图 2.17 中说明。图 2.18~2.22 记录了模型对下列情况的响应来检测模型的内部逻辑: 1) 增加 PIN (2.0 gm^{-3}), 2) 减少 PIN (0.5 和 0.1 gm^{-3}), 3) 增加太阳辐射, 及 4) 置 $R=0$ 。从图中看到, 模型的响应和原期相符, 因为 1), 3) 和 4) 给出增加了的 PA 浓度。物质平衡在图 2.17 中检测。可见到总磷浓度是常数, 并等于 1.0 gm^{-3} 。

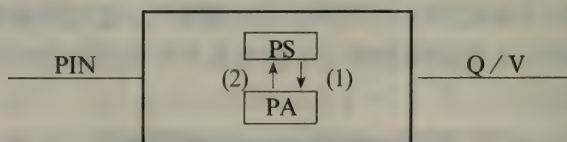


图2.15 说明2.1中模型的概念框图。PS和PA是状态变量: 可溶性磷和藻类中的磷。PIN 是磷输入。 Q 是水的流出量。 V 是系统的体积。

表 2.8 一个简单的磷模型

参数:

```
PARAM K = 1.0
PARAM PIN = 1.0
PARAM Q / V = 0.01
PARAM R = 0.1
PARAM SUNMAX = .5
```

微分方程:

```
DPS = (PIN - PS) Q / V - ( $\mu$  - R) * PA
DPA = ( $\mu$  - R - Q / V) * PA
```

积分器:

```
PS = INTGRL (IPS, DPS)
PA = INTGRL (IPA, DPA)
```

积分器的初始值:

```
INCON IPS = 0., IPA = 1.0
```

附加的方程:

```
PT = PS + PA
 $\mu$  = S * PS / (K + PS)
S = SMAX * (1. + SIN (0.008603 * TIME) )
```

变量坐标图用的语句:

```
SAVE 5.0, PT, PS, S,  $\mu$ , PA
```

图形输出语句:

```
GRAPH (G1, DE = IBM3279) TIME (LE = 10, NI = 5) ,
PA (LI = 71, LE = 8, NI = 5) , ...
PS (LI074, LE = 8, NI = 5)
LABEL (G1, DE = IBM3279) A SIMPLE PHOSPHORUS
MODEL
```

控制语句:

```
CONTRL FINTIM = 365.0
END
STOP
```

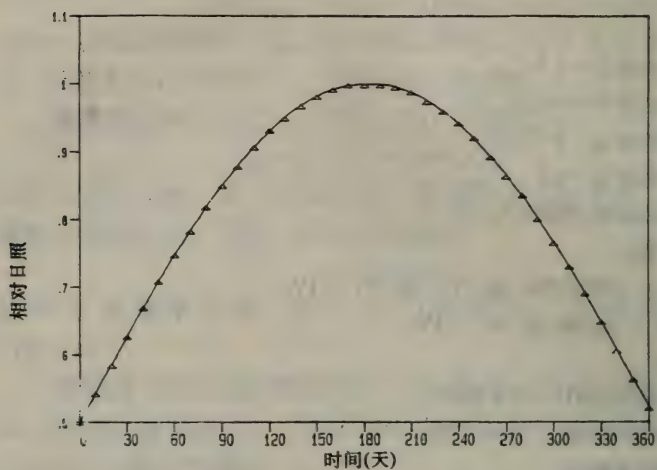



图 2.16 $S=f(t)$ 的图像。

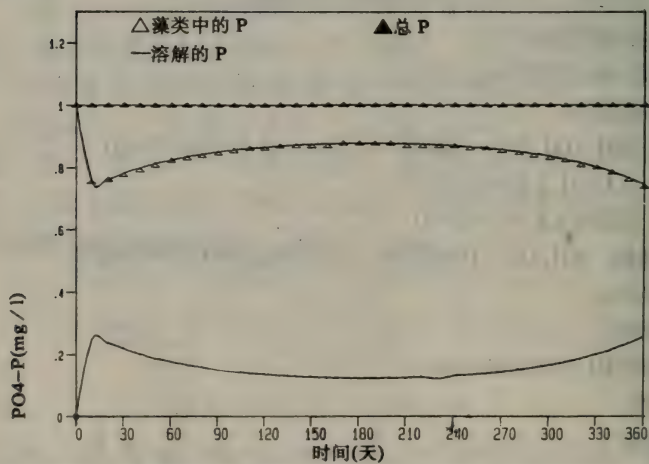


图 2.17 PS 和 PA 与时间 t 的坐标图。也显示稳定的总磷。

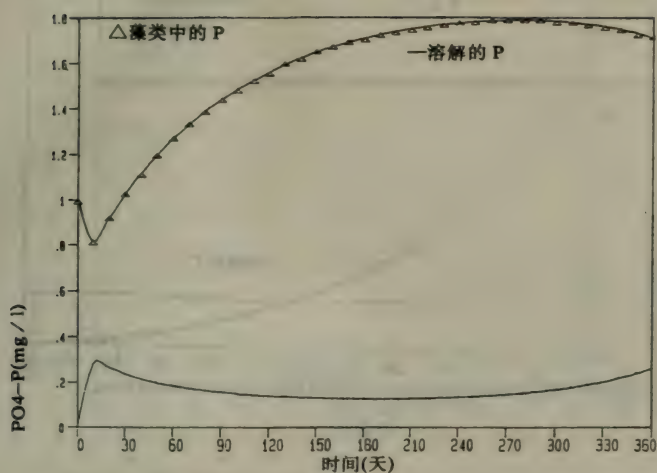


图 2.18 模型对增加磷输入响应。

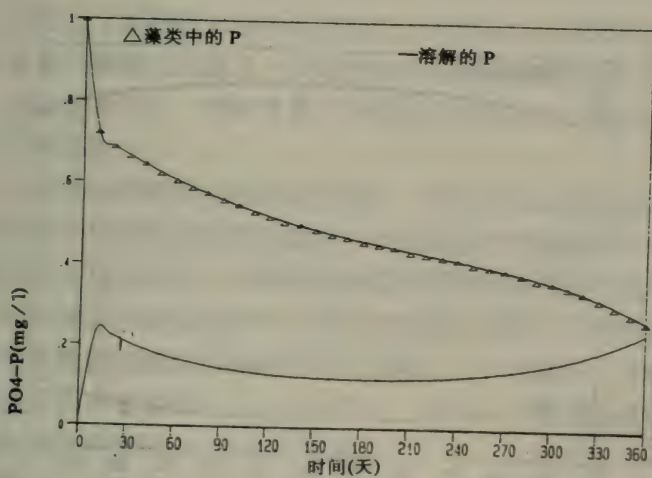


图 2.19 模型对减少磷输入 (0.5gm^{-3}) 的响应, 请与图 2.17 比较。

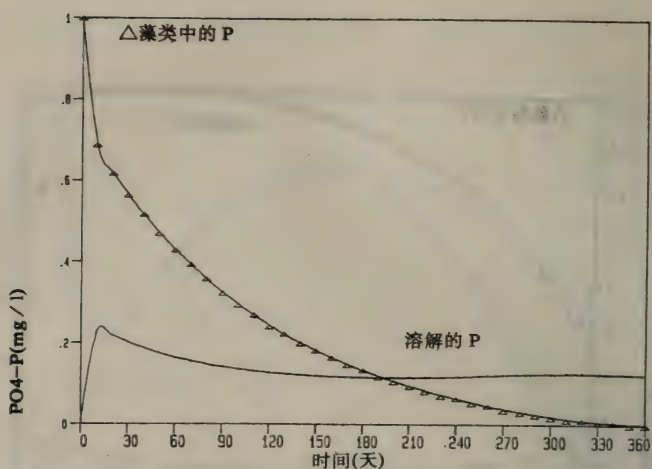


图 2.20 模型对减少磷输入 (0.1gm^{-3}) 的响应, 请与图 2.17 比较。

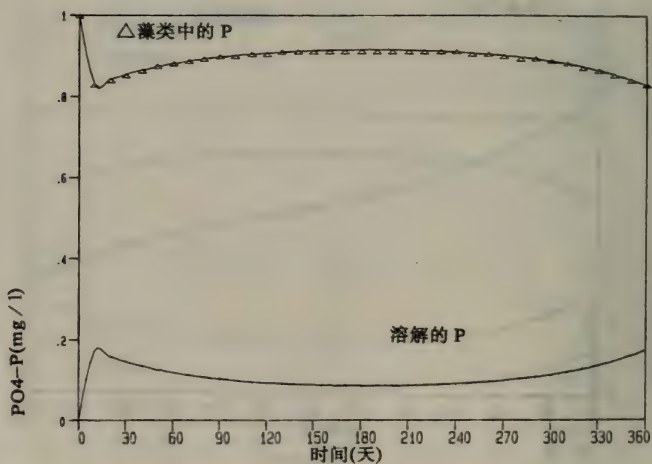


图 2.21 模型对增加太阳辐射 ($\text{SMAX}=0.7$) 的响应, 请与图 2.17 比较。

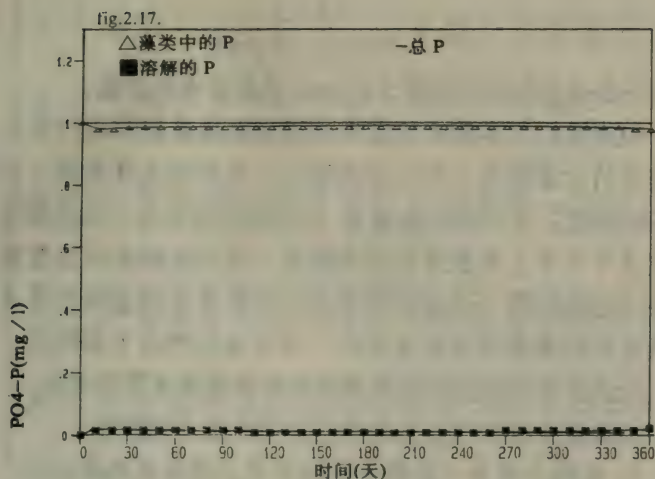


图 2.22 模型对 $R=0$ 的响应, 请与图 2.17 比较。

2.6 灵敏度分析

建模者了解模型的特性是重要的。取得这方面知识的一个重要步骤是上面提及的验证。灵敏度分析显然是应采取的下一个步骤。通过这种分析, 建模者就可对模型中最灵敏的各组份获得一个良好的看法。

灵敏度分析要为模型的最重要的一些状态变量提供参数、强制函数或子模型的灵敏度的度量。如果建模者想模拟有机物排放后河道氧浓度的反应, 很明显他会选择氧浓度作为重要的状态变量, 他会对氧浓度最灵敏的子模型和参数感兴趣。在种群动态研究中如果他要知道食草动物种群的发展, 这个种群在一定区域的总数或密度将是重要的状态变量等等。因此, 灵敏度分析的第一步是回答这样的问题: 对什么灵敏。

实践中灵敏度分析是通过改变参数、强制函数或子模型来进行的, 并观察重要状态变量 (X) 的相应响应。因此, 参数 (S_x) 的灵敏度定义如下:

$$S_x = \frac{\partial x / x}{\partial \text{Param} / \text{Param}} \quad (2.11)$$

其中 x 是选择的 状态变量, Param 是被检查的参数。

根据我们对参数的确定性知识来选择参数的相对变化。如果建模者估计参数在 $\pm 50\%$ 之内变化, 他可能选择参数 $\pm 10\%$ 和 $\pm 50\%$ 的变化, 并记录状态变量 (x) 的相应变化。往往需要发现两个或多个水平上参数变化的灵敏度, 因为参数和状态变量之间关系很少是线性的。这意味着在进行灵敏度分析之前知道具最高可能确定性的参数往往是重要的。其可能性将在下面校准一节中讨论。应该注意灵敏度往往在参数变化的最高水平处更高。

灵敏度分析和校准之间相互作用可按下列顺序:

1) 在两个或多个参数变化的水平上进行灵敏度分析, 在这一阶段应用相对大的变化。

2) 通过校准或通过其他手段 (见下一节) 更精确地决定最灵敏的参数。

3) 在所有情况下都要用很大的努力去获得比较好的校准过的模型。

4) 然后用较窄的参数变化区间进行第二次灵敏度分析。

5) 力图达到参数确定性的进一步改善。

6) 然后着重对最灵敏参数进行第二或第三次校准。

表 2.9 是一个富营养化模型部分灵敏度分析的结果。结果表明对下列参数获得尽可能大的确定性是重要的: 浮游植物的最大生长率, 浮游动物的最大生长率, 浮游植物的沉降率, 浮游植物和浮游动物的呼吸率。因此, 如果这些参数可用其他手段(例如, 为了直接测量这些值, 进行实验室研究)以很大的确定性确定, 那将有很大收益。

也可对子模型 (方程) 进行灵敏度分析。在这种情况下, 把子模型或方程从模型中取消或改换成其他表达式 (如使子模型更详细) 时记录下状态变量的变化。这样得到的结果可用来改变模型的结构。因此, 模型的结构和复杂性的选择应以灵敏度分析逐

表 2.9 灵敏度分析 (t =时间)

用的符号: PHYT: 浮游植物, ZOO: 浮游动物, NS: 可溶解的氮, PS: 可溶解的磷。
表中列出灵敏度 (S) 的年平均均值。 t 说明最大值出现的时间变化。

定 义	参 数	S_{PHYT}	S_{ZOO}	S_{NS}	S_{PS}	t_{PHYT}	t_{ZOO}	t_{NS}	t_{PS}
浮游植物的最大生长率	CDR_{max}	0.488	0.620	-0.356	-0.392	-0.31	-0.11	-0.23	0.0
反硝化作用速率	DENIT	-0.19	-0.010	-0.579	0.013	0.05	0.0	-0.70	0.0
鱼密度	FISH	0.008	0.012	-0.011	-0.014	0.0	0.10	0.0	0.0
初始的浮游植物的浓度	PHYT ($t=0$)	-0.020	-0.044	0.032	0.033	-0.05	-0.35	-0.15	0.0
初始的浮游动物的浓度	ZOO ($t=0$)	-0.169	-0.223	0.252	0.282	0.0	-1.58	-0.43	0.0
N 矿化作用速率	KDN_{10} (10°C)	0.003	0.010	0.038	0.001	0.45	0.0	-0.30	0.0
P 矿化作用速率	KDP_{10} (10°C)	0.0	0.001	0.0	0.006	0.0	0.0	0.0	0.0
N 的米氏常数	KN	-0.001	-0.032	0.063	0.019	0.45	-0.05	-0.15	0.0
P 的米氏常数	KP	-0.003	-0.014	0.021	0.034	0.05	-0.05	-0.25	0.0
浮游动物最大生长率	MYZ_{max}	-2.088	-4.002	2.749	4.052	-1.50	-25.95	-17.90	0.0
浮游动物死亡率	MZ	2.063	1.949	-3.479	-3.350	1.30	21.50	8.40	0.0
最大捕食率	PRED_{max}	0.008	0.011	-0.015	-0.016	0.0	0.10	-0.20	0.0
浮游植物最大呼吸率	RC_{max}	-0.243	-0.201	0.139	0.153	0.45	0.05	-0.35	0.0
浮游动物最大呼吸率	RZ_{max}	0.570	0.625	-0.902	-0.978	0.95	5.94	1.34	0.0
碎屑物沉降率	SVD	0.0	0.0	-0.002	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
浮游植物沉降率	SVS	-1.042	-0.823	0.321	0.388	-0.05	0.20	0.15	0.0
C 的最大吸收率	UC_{max}	0.629	0.636	-0.428	-0.481	0.05	0.10	-0.25	0.0
N 的最大吸收率	UN_{max}	0.046	0.145	-0.251	-0.050	0.05	-0.05	-0.15	0.0
P 的最大吸收率	UP_{max}	0.026	0.090	-0.049	-0.339	0.50	0.05	-0.15	0.0

步进行。灵敏度分析对概念框图有一个反馈。这个观点与 2.4 节中提到的 Halfon 的模型阶一致。

如果发现所注意的状态变量对某个子模型很灵敏，应该考虑哪几个子模型可以使用，这些子模型应在野外或实验室进一步具体地检测或考查。

一般可以这样认为：含有灵敏参数的那些子模型也是对重要状态变量灵敏的子模型。但是，另一方面，为了得到一个灵敏的子模型，没有必要使子模型包括灵敏的参数，具有一定经验的建模者会发现这些叙述不仅在直觉上是正确的，而且也有可能通过分析方法显示它们是正确的。

强制函数的灵敏度分析给出各种强制函数重要性的一个印象，并告诉我们强制函数数据需要什么样的精确度。

说明 2.2

表 2.9 的灵敏度分析表示一个富营养化模型的灵敏度分析的年平均值。一般观察灵敏度与时间的关系是更可取的。图 2.23 是说明 2.1 中介绍的模型的 $PS=f(t)$ 。图中显示了三个不同 K 值的响应。图 2.24 是 $\delta PS/\delta K$ 和 $\delta PA/\delta K$ 作为时间的函数的图像。可以看出全年的灵敏度是不断变化的。

2.7 参数估计

因果生态模型中的许多参数可在文献中找到，不一定是常数，可能是近似值或区间。Jørgensen 等 (1979) 收集了生态建模者感兴趣的 40000 个参数。表 2.10 和 2.11 就是参数的这种文献值，取自 Jørgensen 等 (1979)。

但是，即使模型中的所有参数都从文献中找到了，往往还需要校准模型。通过校准检查几组参数，并将各状态变量的模型输出与各该变量的测量值或观察值进行比较。选择模型输出和测得状态变量之间最一致的参数组。

生态模型及其参数的下列特征可说明校准的必要性。

1) 上面已提及, 大多数生态参数并不象许多化学和物理参数那样是很精确的值, 因此生态参数的所有文献值都有某种不确定性。

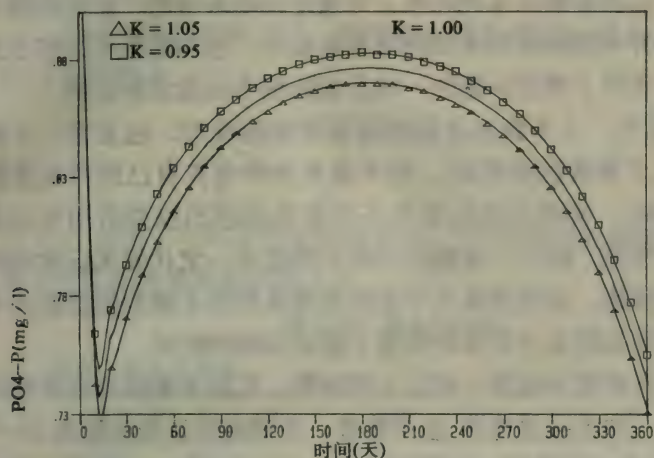


图2.23 $K=1.00 \pm 0.05$ 的 $\text{PS}=f(t)$, 可以看出, 全年中PS对 K 的变化高度灵敏。

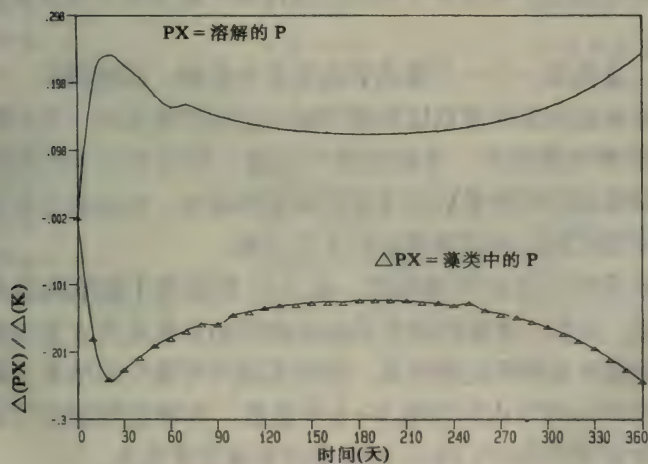


图 2.24 PS 和 PA 随 K 变化的灵敏度作为时间的函数图像。

2) 所有的生态模型都是自然的简化。过程描述和系统结构并不考虑进所有的细节。如果仔细地选择模型, 模型将包括问题中所有重要的过程和组份, 但省略了的细节对最终结果仍可能产生影响。这种影响在某种程度上可通过校准来考虑。参数的值可能与自然界中实际的但未知的值稍有偏差, 这种偏差可以部分地说明由于省略了模型问题的一些次要的细节而造成的影响。

3) 至今, 大多数生态模型是集中参数模型; 这意指一个参数代表几个物种的平均值。由于每个物种有其自己的特征参数(见表 2.10), 物种组成的变化不可避免地给出模型所用平均参数的相应变化。此外, 参数的代数平均值不一定代表实际物种组成的正确参数。这些困难几乎使得找到参数的正确初始值成为不可能。校准过程至少在某种程度上能说明物种组成。

如果在校准中选择一对以上的参数, 那就不能随机地进行校准。例如, 如果必须校准 10 个参数, 不确定性认为应检查 10 个参数的 10 个不同的值。这需要使模型运行 10^{10} 次, 那是一项不可能的任务。因此建模者必需学会通过变动一个或二个参数, 观察对最重要的状态变量的响应来了解模型的行为。在许多情况下, 有可能把模型分成许多子模型, 这样就可或多或少独立地校准子模型。

这样, 建模者一个一个地试着改变各个参数, 以期得到一个或两个当时状态变量的观察值和模型输出之间可接受的一致。例如, 在富营养化模型中, 不妨先集中注意一种营养物当时的动态, 在营养物动态可接受后再考虑浮游植物动态。在校准达到满意之前, 模型可能已被建模者运行了几百次。

自动校准的程序是可利用的。表 2.12 给出用于校准的软件 PSI 的特征。但是, 这样的程序并没有进行如上所述的大量的试错校准。如果自动校准应给出某一时间范围内可接受的结果, 那就有必要在同一时间内只校准 4~8 个参数。非确定性越小(意指允许参数变化所用的区间), 越容易找到最佳参数组。

在试错校准中, 建模者可多少直觉地建立一些校准标准。例

如，他首先想相当精确地模拟河流模型的最小氧浓度及 / 或这个最小值出现的时间。当他对这些模型结果满意时，他可能想适当地模拟氧浓度对时间曲线的形态等。他校准模型，一步一步地实现这些目标。

如果用自动校准程序，需要使校准的客观标准公式化，可能的目标函数是：

$$Y = \left[\frac{\sum_{i=1}^{i=n} \frac{(x_i^i - x_n^i)}{x_m^i}}{n} \right]^{\frac{1}{2}} \quad \text{为最小} \quad (2.12)$$

其中 x_i^i 是第 i 个状态变量的计算值， x_n^i 是相应的测量值， x_m^i 是第 i 个状态变量观察值的平均。

表 2.10 最大生长率

藻类：最大生长率

项 目	值	条 件
Acrosiphonia centralis	15mg O ₂ / (克干物质 * 小时)	春天，283K，光 = 14.4 mW / cm ² ，底部， 波罗的海
藻类	0.1 l / 天	MOSSDALE(地名)
藻类	0.1 l / 天	POTOMAC 河
藻类	0.58 l / 天	273K 时温度因子为 1 ONTARIO 湖
藻类	1~2 l / 天	293K 时温度因子为 1
藻类	1~3 l / 天	293K 时温度因子为 1
藻类	0.63 l / 天	277K，自然结合
藻类	0.51 l / 天	275.6K，自然结合
藻类	0.01~1.2 l / 天	无
Ceranium Strictum	17mg O ₂ / (克干重 * 小时)	秋天，288K，光 = 6.3 mW / cm ² ，底部藻 类，波罗的海
Cerataulina Bergoni	1.47 部分 / 天	体积 = 2170u * * 3 P 浓度 = 1700 * 10 * * (-15)克原子 / 细胞

(续表)

项 目	值	条 件
Chaetoceros Curvisetus	1.45~2.2 部分 / 天	体积 = 2170u * * 3 P 浓度 = 100-310 * 10 * * (-15)克原子 / 细胞
Chaetoceros Gracilis	0.107 l / 小时	N 限制, NH ₄ , 298K 光强度 = 0.05l y / 分钟
Chaetoceros Socialis	1.53~2.13 部分 / 天	体积 = 100u * * 3 P 浓度 = 3.2-7.010 * * (-15)克原子 / 细胞
Chaetomorpha Sp.	14.0 微克分子 C / (mg 叶绿素 a * 小时)	297K, 1.3 * 10 * * 17 量子 / (S * cm ²), 充气
Chlamydomonas Reinhardtii	2.64 l / 天	298K
Chlamydomonas Reinhardtii	2.64 l / 天	298K
Chlorella Ellipsoidea	3.14 l / 天	298K
Chlorella Ellipsoidea	1.2 l / 天	288K
Chlorella Ellipsoidea	3.14 l / 天	298K
Chlorella Pyrenoidosa	1.36 l / 天	292K, NH ₄ 限制, 连续培养, 淡水
Chlorella Pyrenoidosa	1.45 l / 天	292K, NO ₃ 限制, 连续培养, 淡水
Ditylum Brightwellii	1.2 部分 / 天	体积 = 175472um ³ * * 3 P 浓度 = 10000 * 10 * * (10-15)克原子 / 细胞
Dumontia Inkrassata	17mg O ₂ / (克干重 * 小时)	春天, 283K, 光 = 18.4 mW / cm ² , 底部藻 类, 波罗的海
Dumontia Inkrassata	9mgO ₂ / (克干重 * 小时)	冬天, 278K, 光 = 5.5 mW / cm ² , 底部藻 类, 波罗的海
Dunaliella Sp.	1.93(± 0.26)倍 / 天	288K, 95% 置信, 光 = 9500lux, 批量培养
Dunaliella Tertiolecta	0.80 l / 天	288K, Fe 限制, 连续培养, 海水
Dunaliella Tertiolecta	1.83 l / 天	298K, NH ₄ 限制,

(续表)

项 目	值	条 件
Dunaliella Tertiolecta	0.070 l / 天	连续培养, 海水 N 限制, NH_4 , 298K, 光强度 = $5.8 \text{ 卡} / \text{cm}^2$ · 小时, $\text{cim} = 0.1468$
Ectocarpus Contervoides	14mg O_2 / (克干重 * 小时)	春天, 283K, 光 = 26.7 mW / cm^2 , 底部藻 类, 波罗的海
Enteromorpha Intestinalis	30mg O_2 / (克干重 * 小时)	春天, 283K, 光 = 17.5 mW / cm^2 , 底部藻 类, 波罗的海
Enteromorpha Intestinalis	28mg O_2 / (克干重 * 小时)	冬天, 298K, 光 = 13.5 mW / cm^2 , 底部藻 类, 波罗的海
Enteromorpha Linza	22mg O_2 / (克干重 * 小时)	秋天, 288K, 光 = 18.4 mW / cm^2 , 底部藻 类, 波罗的海
Enteromorpha Prolifera	42mg O_2 / (克干重 * 小时)	秋天, 288K, 光 = 18.4 mW / cm^2 , 底部藻 类, 波罗的海
Enteromorpha Prolifera	13mg O_2 / (克干重 * 小时)	夏天, 293K, 光 = 5.6 mW / cm^2 , 底部藻 类, 波罗的海
Fucus Serratus	5.4mg O_2 / (克干重 * 小时)	冬天, 278K, 光 = 43.6 mW / cm^2 , 底部藻 类, 波罗的海
Fucus Serratus	3.1mg O_2 / (克干重 * 小时)	秋天, 288K, 光 = 3.1 mW / cm^2 , 底部藻 类, 波罗的海
Fucus Serratus	2.4mg O_2 / (克干重 * 小时)	春天, 283K, 光 = 23.6 mW / cm^2 , 底部藻 类, 波罗的海
Fucus Vesiculosus	6.6mg O_2 / (克干重 * 小时)	秋天, 288K, 光 = 23.6 mW / cm^2 , 底部藻 类, 波罗的海
Fucus Vesiculosus	6.0mg O_2 / (克干重	春天, 283K, 光 = 28.4

(续表)

项 目	值	条 件
	* 小时)	mW / cm ² , 底部藻类, 波罗的海
Fucus Vesiculosus	5.4mg O ₂ / (克干重 * 小时)	冬天, 278K, 光 = 30.2 mW / cm ² , 底部藻类, 波罗的海
Furcellaria Fastigiata	3.2mg O ₂ / (克干重 * 小时)	春天, 283K, 光 = 10 mW / cm ² , 底部藻类, 波罗的海
Furcellaria Fastigiata	2.3mg O ₂ / (克干重 * 小时)	冬天, 278K, 光 = 10 mW / cm ² , 底部藻类, 波罗的海
Furcellaria Fastigiata	1.8mg O ₂ / (克干重 * 小时)	秋天, 288K, 光 = 4.3 mW / cm ² , 底部藻类, 波罗的海
Gleuodinium Sp.	61.7 微克分子 C / (mg 叶绿素 a * 小时)	297K, 1.3 * 10 * * 17 量子 / (S * cm ²), 充气
Gymnodinium Splendens	0.48(± 0.06)倍 / 天	291K, 95%置信, 光 = 9500lux, 分批培养
Gymnodinium Splendens	0.83(± 0.42)倍 / 天	298K, 95%置信, 光 = 9500lux, 分批培养
Laminaria Digitata	3.9mg O ₂ / (克干重 * 小时)	秋天, 288K, 光 = 6.3 mW / cm ² , 底部藻类, 波罗的海
Laminaria Digitata	3.8mg O ₂ / (克干重 * 小时)	春天, 283K, 光 = 26.7 mW / cm ² , 底部藻类, 波罗的海
Laminaria Digitata	1.3mg O ₂ / (克干重 * 小时)	冬天, 278K, 光 = 1.3 mW / cm ² , 底部藻类, 波罗的海
Laminaria Saccharina	2.0mg O ₂ / (克干重 * 小时)	冬天, 278K, 光 = 2.8 mW / cm ² , 底部藻类, 波罗的海
Laminaria Saccharina	2.0mg O ₂ / (克干重 * 小时)	秋天, 288K, 光 = 23.6 mW / cm ² , 底部藻类, 波罗的海

(续表)

项 目	值	条 件
海洋浮游植物	3.7mg C / (m ³ * h)	低营养物水平, 离岸 15 英里
Chlorella Pyrenoidosa	1.95 l / 天	298K, P 限制, 连续培养, 淡水
Chlorella Pyrenoidosa	2.14 l / 天	298K, P 限制, 连续培养, 淡水
Chlorella Pyrenoidosa	1.84 l / 天	301.5K, NH ₄ 限制, 连续培养, 淡水
Chlorella Pyrenoidosa	2.22 l / 天	301.5K, NO ₃ 限制, 连续培养, 淡水
Chlorella Pyrenoidosa	3.94 l / 天	308K, NH ₄ 限制, 连续培养, 淡水
Chlorella Pyrenoidosa	4.32 l / 天	308.5K, NO ₃ 限制, 连续培养, 淡水
Chlorella Pyrenoidosa	4.26 l / 天	312.2K, NH ₄ 限制, 连续培养, 淡水
Chlorella Pyrenoidosa	5.65 l / 天	312.2K, NO ₃ 限制, 连续培养, 淡水
Chlorella Pyrenoidosa	1.96 l / 天	298K
Chlorella Pyrenoidosa	2.15 l / 天	298K
Chlorella Pyrenoidosa	0.2 l / 天	283K 高温制约
Chlorella Pyrenoidosa	1.1 l / 天	288K 高温制约
Chlorella Pyrenoidosa	2.4 l / 天	293K 高温制约
Chlorella Pyrenoidosa	9.9 微克分子 C / (mg 叶绿素 a * 小时)	297K, 1.3 * 10 ⁻⁴ * 17 量子 / (S * cm ²), 充气
Chlorella Pyrenoidosa	0.180 l / 小时	单位生长率, 308K, 基质 NO ₃ , 光 = 0.05 卡 / (cm ² * min)
Chlorella Pyrenoidosa	1.96 l / 天	298K
Chlorella Pyrenoidosa	2.15 l / 天	298K
Chlorella Pyrenoidosa	0.2 l / 天	283K
Chlorella Pyrenoidosa	1.1 l / 天	288K
Chlorella Pyrenoidosa	2.4 l / 天	293K
Chlorella Pyrenoidosa	3.9 l / 天	298K
Chlorella Sp.	1.88 l / 天	298K, NO ₃ 限制,

(续表)

项 目	值	条 件
		连续培养, 淡水
<i>Chlorella Vulgaris</i>	1.8 l / 天	298K
<i>Chlorella Vulgaris</i>	1.8 l / 天	298K
<i>Cladophora Glomerata</i>	27mg O ₂ / (克干重 * 小时)	夏天, 293K, 光 = 18.4 mW / cm ² , 底部藻类, 波罗的海
<i>Coccochloris Sp.</i>	2.16 l / 天	298K, NO ₃ 限制, 连续培养, 海水
<i>Coccochloris Stagnina</i>	0.086 l / 小时	单位生长率, 298K, 基质 NO ₃ , 光 = 5.8 卡 / (cm ² * 小时)
<i>Coccochloris Stagnina</i>	0.086 l / 小时	N 限制, NO ₃ , 298K, 光 = 5.8 卡 / (cm ² * 小时) CIM = 0.1848
<i>Coccolithus Huxley</i>	1.75 倍 / 天	最适条件
<i>Coscinodiscus Gigas</i>	0.51~0.73 部分 / 天	体积 = 5150805u ³
<i>Coscinus Granii</i>	0.50~0.92 部分 / 天	体积 = 172292u ³ P 浓度 = 1000-4000 * 10 * * (-15)克原子 / 细胞
<i>Cyclotella Nana</i>	0.086 l / 小时	N 限制, NO ₃ , 298K, 连续光照 = 5.8 卡 / cm ² * 小时, CIM = 0.1588
<i>Delesseria Sanguinea</i>	8.8mg / (克干重 * 小时)	春天, 284K, 光 = 10 mW / cm ² , 底部藻 类, 波罗的海
<i>Delesseria Sanguinea</i>	4.0mg / (克干重 * 小时)	夏天, 293K, 光 = 4.9 mW / cm ² , 底部藻 类, 波罗的海
<i>Delesseria Sanguinea</i>	3.0mg / (克干重 * 小时)	秋天, 288K, 光 = 8.0 mW / cm ² , 底部藻 类, 波罗的海
<i>Delesseria Sanguinea</i>	2.2mg / (克干重 * 小时)	冬天, 278K, 光 = 10 mW / cm ² , 底部藻 类, 波罗的海
<i>Ditylium brightwellii</i>	1.20 部分 / 天	体积 = 175472u ³

(续表)

项 目	值	条 件
		P 浓度 = 10000×10^{-6} M (-15)克原子/细胞
海洋浮游植物	$1.2 \text{ mg C} / (\text{m}^3 \cdot \text{h})$	低营养物质浓度, 中北太平洋地区
Monochrysis Lutheri	$0.84 \text{ l} / \text{天}$	292K, B_{12} 限制, 连续培养, 海水
Nannochloris Atomus	$2.16 \text{ l} / \text{天}$	293K
Nannochloris Atomus	$1.54 \text{ l} / \text{天}$	283K
Nannochloris Atomus	$2.16 \text{ l} / \text{天}$	293K, 鞭索状
Nannochloris Atomus	$1.54 \text{ l} / \text{天}$	283K, 鞭索状
Nitzschia Actinastroides	$2.06 \text{ l} / \text{天}$	296K, P 限制, 连续培养, 海水
Nitzschia Closterium	$1.75 \text{ l} / \text{天}$	300K
Nitzschia Closterium	$1.55 \text{ l} / \text{天}$	292K
Nitzschia Closterium	$1.19 \text{ l} / \text{天}$	288.5K
Nitzschia Closterium	$0.67 \text{ l} / \text{天}$	283K
Nitzschia Closterium	$1.75 \text{ l} / \text{天}$	300K
Nitzschia Closterium	$1.55 \text{ l} / \text{天}$	292K
Nitzschia Closterium	$1.19 \text{ l} / \text{天}$	288.5K
Nitzschia Closterium	$0.67 \text{ l} / \text{天}$	283K
Oscillatoria	$0.017 \text{ l} / \text{小时}$	光 = $0.1 \text{ W} / \text{m}^2$, pH = 7.1–7.6 N 限制, NO_3 分批培养
Agardhiigomont		
Oscillatoria	$0.020 \text{ l} / \text{小时}$	光 = $3.6 \text{ W} / \text{m}^2$, pH = 7.3–7.8 N 限制, NO_3 分批培养
Agardhiigomont		
Oscillatoria	$0.20 \text{ l} / \text{小时}$	光 = $5.5 \text{ W} / \text{m}^2$, pH = 7.2–7.6 N 限制, NO_3 分批培养
Agardhiigomont		
Oscillatoria	$0.036 \text{ l} / \text{小时}$	N 限制, NO_3 , 293K, 连续饱和光照 CIM = 0.092A
Agardhiigomont		
Petalonia Fascia	$3.4 \text{ mg O}_2 / (\text{克干重} \cdot \text{小时})$	春天, 283K, 光 = $43.6 \text{ mW} / \text{cm}^2$, 底部藻类, 波罗的海

(续表)

项 目	值	条 件
Phycodrys Rubens	4.8mg O ₂ / (克干重 * 小时)	春天, 283K, 光 = 10 mW / cm ² , 底部藻 类, 波罗的海
Phycodrys Rubens	4.1mg O ₂ / (克干重 * 小时)	秋天, 288K, 光 = 4.3 mW / cm ² , 底部藻 类, 波罗的海
Phycodrys Rubens	3.7mg O ₂ / (克干重 * 小时)	夏天, 293K, 光 = 4.3 mW / cm ² , 底部藻 类, 波罗的海
Phycodrys Rubens	2.0mg O ₂ / (克干重 * 小时)	冬天, 278K, 光 = 1.4 mW / cm ² , 底部藻 类, 波罗的海
Phyllophora Brodiaei	2.0mg O ₂ / (克干重 * 小时)	冬天, 278K, 光 = 4.9 mW / cm ² 底部藻 类, 波罗的海
Phyllophora Brodiaei	1.9mg O ₂ / (克干重 * 小时)	春天, 283K, 光 = 9.12 mW / cm ² , 底部藻 类, 波罗的海
Phyllophora Brodiaei	1.2mg O ₂ / (克干重 * 小时)	秋天, 288K, 光 = 9.12 mW / cm ² , 底部藻 类, 波罗的海
浮游植物	2.0 l / 天	San Joaquin(河), 293K
浮游植物	2.5 l / 天	Delta(海湾), 293K
浮游植物	2.0 l / 天	Potomac(海湾), 293K
浮游植物	1.3 l / 天	Erie 湖, 293K
浮游植物	2.1 l / 天	Ontario 湖, 293K
Porphyra Leucostictis	29mg / (克干重 * 小时)	冬天, 278K, 光 = 4.3 mW / cm ² , 底部藻 类, 波罗的海
Polysiphonia Nigrescens	5.3mg / (克干重 * 小时)	秋天, 288K, 光 = 14.5 mW / cm ² , 底部藻 类, 波罗的海
Polysiphonia Nigrescens	4.3mg / (克干重 * 小时)	春天, 283K, 光 = 18.5 mW / cm ² , 底部藻 类, 波罗的海

(续表)

项 目	值	条 件
<i>Polysiphonia Nigrescens</i>	2.3mg / (克干重 * 小时)	冬天, 278K, 光 = 26.7 mW / cm ² , 底部藻 类, 波罗的海
<i>Sargassum Sp.</i>	44.0 微克分子 C / (mg 叶绿素 a * 小时)	297K, $1.3 * 10^{-3}$ * 17 量子 / (S * cm ²), 充气
<i>Scenedesmus Obliquus</i>	1.52 l / 天	298K
<i>Scenedesmus Obliquus</i>	1.52 l / 天	298K
<i>Scenedesmus Quadricauda</i>	2.02 l / 天	298K
<i>Scenedesmus Quadricauda</i>	2.02 l / 天	298K
<i>Scytosiphon Lomentariarum</i>	2.5mg O ₂ / (克干重 * 小时)	春天, 283K, 光 = 26.7 mW / cm ² , 底部藻 类, 波罗的海
<i>Selenastrum Capricornutum</i>	1.85 l / 天	分批培养, 单位生长率
<i>Selenastrum Capricornutum</i>	1.398 l / 天	293K, 恒化器, 氮限制, R = 0.975 米氏方程
<i>Selenastrum Capricornutum</i>	1.544 l / 天	297K, 恒化器, 氮限制, R = 0.996 米氏方程
<i>Selenastrum Capricornutum</i>	1.540 l / 天	300K, 恒化器, 氮限制, R = 0.989 米氏方程
<i>Selenastrum Capricornutum</i>	1.596 l / 天	301K, 恒化器, 氮限制, R = 0.799 米氏方程
<i>Selenastrum Capricornutum</i>	1.274 l / 天	306K, 恒化器, 氮限制, R = 0.949 米氏方程
<i>Selenastrum Capricornutum</i>	1.365 l / 天	293K, 恒化器, 氮限制,
<i>Selenastrum Capricornutum</i>	1.992 l / 天	297K, 恒化器, 氮限制, 米氏方程, 最大可能 性的单位生长率
<i>Selenastrum Capricornutum</i>	1.412 l / 天	300K, 恒化器, 氮限制, 米氏方程, 最大可能 性的单位生长率
<i>Selenastrum Capricornutum</i>	1.390 l / 天	301K, 恒化器, 氮限制, 米氏方程, 最大可能 性的单位生长率
<i>Selenastrum Capricornutum</i>	1.274 l / 天	306K, 恒化器, 氮限制, 米氏方程, 最大可能

(续表)

项 目	值	条 件
		性的单位生长率
<i>Selenastrum Capricornutum</i>	1.85 l/天	297K, P 限制, 连续培养, 淡水
<i>Skeletonema Costatum</i>	1.27 l/天	292K, B ₁₂ 限制, 连续培养, 海水
<i>Skeletonema Costatum</i>	1.51~5.00 部分/天	体积 = 144u ³ , P 浓度 = 8.0-28.0 * 10 * * (-15) 克原子/细胞
<i>Thalassiosira Pseudonana</i>	3.6 倍/天	克隆 3H
<i>Thalassiosira Pseudonana</i>	2.1 倍/天	克隆 13-1
<i>Thalassiosira Pseudonana</i>	1.27 l/天	286.5K, P 限制, 连续培养, 海水
<i>Thalassiosira Pseudonana</i>	1.14 l/天	291K, P 限制, 连续培养, 海水
<i>Thalassiosira Pseudonana</i>	1.46 l/天	297K, P 限制, 连续培养, 海水
<i>Thalassiosira Pseudonana</i>	2.09 l/天	298K, NO ₃ 限制, 连续培养, 海水
<i>Thalassiosira Pseudonana</i>	2.77 l/天	293K, NO ₃ 限制, 连续培养, 海水
<i>Thalassiosira Pseudonana</i>	1.34 l/天	289K, B ₁₂ 限制, 连续培养, 海水
<i>Thalassiosira Pseudonana</i>	74.6 微克分子/(mg 叶绿素 a * 小时)	297K, 1.3 * 10 * * 17 量子/S * cm ² , 充气
<i>Ulotrix Pseudonana</i>	35mg O ₂ /(克干重 * 小时)	春天, 283K, 光 = 23.6 mW/cm ² , 底部藻 类, 波罗的海
<i>Ulvopsis Grevillei</i>	47mg O ₂ /(克干重 * 小时)	春天, 283K, 光 = 26.7 mW/cm ² , 底部藻 类, 波罗的海
<i>Ulvopsis Grevillei</i>	13mg O ₂ /(克干重 * 小时)	冬天, 278K, 光 = 14.5 mW/cm ² , 底部藻 类, 波罗的海

符号: * = 乘, * * = 指数

但是，建模者往往对一个或几个状态变量的观察值和模型输出之间好的吻合更感兴趣。在那种情况下，他可对各个状态变量选择权重。例如对富营养化模型，他会选择浮游植物的权重为 10，营养物浓度的权重为 5，而选其他状态变量的权重为 1。他也可能对确保浮游植物最高浓度模拟的准确性感兴趣。因此，在春天藻花出现时他会给当时浮游植物浓度一个更高的权重。

如果不可能校准模型，这不一定由于不正确的模型，也可能由于观察值的质量太低。数据的质量对校准的质量是关键的，因而，反映模型动态的观察是很重要的。如果模型的目标在于描述每天都在变化的一个状态变量的动态行为，根据每月的观察当然不可能得到一个好的参数估计。这可从富营养化模型的一个例子来说明。

表 2.11 藻类: Ca / 生物量的比率

项 目	值	条 件
Anabaena Sp.	干重的 0.36%	美国东南部池塘 和湖泊中的藻类
Aphanizomenon Sp.	干重的 0.73%	美国东南部池塘 和湖泊中的藻类
Chara Sp.	干重的 8.03%	美国东南部池塘 和湖泊中的藻类
Chlorophyta	0.157mg / (溶解于 酸的部分克重)	波多黎各, 7 种 海生藻的平均
Chladophora Sp.	干重的 1.69%	美国南部池塘 和湖泊中的藻类
Euglena Sp.	干重的 0.05%	美国南部池塘 和湖泊中的藻类
Hydrodictyon Sp.	干重的 0.69%	美国南部池塘 和湖泊中的藻类
Lyngbya Sp.	干重的 0.45%	美国南部池塘 和湖泊中的藻类
Microcystis Sp.	干重的 0.53%	美国南部池塘 和湖泊中的藻类
Mougeotia Sp.	干重的 1.68%	美国南部池塘 和湖泊中的藻类

(续表)

项 目	值	条 件
Nitella Sp.	干重的 1.89%	美国南部池塘 和湖泊中的藻类
Oedogonium Sp.	干重的 0.44%	美国南部池塘 和湖泊中的藻类
Phaeophyceae	0.099g / (溶于 酸的部分的克重)	波多黎各, 4 种 海生藻的平均
Pithophora Sp.	干重的 3.82%	美国南部池塘 和湖泊中的藻类
Rhizoclonium Sp.	干重的 0.52%	美国南部池塘 和湖泊中的藻类
Rhodophyta	0.106 克 / (溶于 酸的部分的克重)	波多黎各, 9 种 海生藻的平均
Spirogyra Sp.	干重的 0.57%	美国南部池塘 和湖泊中的藻类
Spirogyra Sp.	干重的 0.84%	美国南部池塘 和湖泊中的藻类

表 2.12 使用 PSI 的自动校准

用户提供:

1. 参数的初始猜测值;
2. 参数变化的范围;
3. 一组测出的状态变量;
4. 模型与测量值之间的标准离差的可接受最大值。

软体检验参数的各种组合并计算标准离差。组合的选择可使用 Marquardt 方法, 它是 Gauss-Newton 法和最陡下降法的混合, 检验一直进行到取得标准离差的可接受最大值。

富营养化模型一般年度测量系列基础上进行校准, 取样频率为每月一次或二次。但是, 这种取样频率不足以描述湖泊的动态。如果模型的目的是预测浮游植物浓度和初级生产的最高值及有关数据, 那就必须有这样一个取样频率, 能够使我们估计浮游植物浓度和初级生产的最大值。

图 2.25 是藻类浓度对时间 (4 月 16 日~5 月 15 日) 的坐标图, 富营养湖泊, 取样频率(1) 每月二次 (2) 每周三次 (称为“强化”测定计划)。可以看到, 两条曲线显著不同, 如果目的在于建立与(2)一致的浮游植物浓度每日变化的模型, 在(1)的基础上试图得到一个现实的校准会失败的。这个例子说明, 不仅不确定性较低的数据, 而且相应于系统动态的取样频率数据都是很重要的。

这个规定在富营养化建模过程中往往被忽略, 很可能由于不是为建模目的取样的湖泊学数据往往以相对低的频率收集。另一方面, 模型试图模拟年周期, 以每周三次频率的年取样计划需要太多资源。用每月 1~3 次的取样频率加上不同子系统显示最大变化的 n 段时间的强化测定相结合的年取样计划, 会提供参数估计的良好基础。

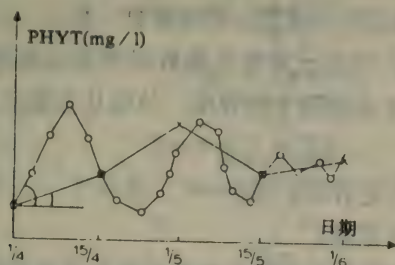


图 2.25 藻类浓度对时间的坐标图: 曲线(1)=取样频率每月二次(+); 曲线(2)=取样频率每周三次(o)。

注意两条曲线之间 $d(\text{PHYT}) / dt$ 的不同。

强化测定计划, 如下面介绍的, 可用于估计状态变量的偏差, 用低和高的取样频率比较这些估计, 见图 2.25 中曲线(1)和(2)的斜率。这些估计可用于建立超定代数方程组, 使模型参数成为唯一未知的。

方法概括如下 (见图 2.26)。(具体细节见 Jørgensen et al., 1981 的文章)

大多数确定性湖泊模型由偏微分或常微分方程表示:

$$\frac{\partial \bar{\psi}}{\partial t} = \bar{f} \left(\bar{\psi}, \frac{\partial \bar{\psi}}{\partial r}, \frac{\partial^2 \bar{\psi}}{\partial r^2}, t; \bar{a} \right) \quad (2.13)$$

$$\bar{\psi} = \bar{f}(\bar{\psi}, t; \bar{a}) \quad (2.14)$$

其中 $\bar{\psi}$ 是状态变量向量; t 是时间, r 是空间坐标, \bar{a} 是参数组向量。

第一步: 找出三次样条函数系数, $S_i(t_j)$, 即按 Mejer 等 (1980) 的三次样条函数方法, 样条函数 $s_i(t)$ 在观察时间 t_j 的二阶时间偏导数逼近观察变量 $\psi_i(t)$ 。

第二步: 估计第一步中找到的 $\bar{\psi}_i(t_j) / dt$ 样条系数。

第三步: 解方程 (2.14), \bar{a} (或 \bar{a} 组份的子集) 为未知数。

第四步: 评价第三步找到的解 \bar{a}^0 的可行性。如果不可行, 修改受 \bar{a}^0 影响的模型部分, 回到第一步。

第五步: 选择显著水平, 对 \bar{a}^0 的稳定性进行统计检验。如果检验失败, 修改适当的子模型, 并回到第一步。

第六步: 用 \bar{a}^0 作为计算机化参数寻找算法的初步猜测, 如, Marguardt, Powell 或最速下降算法, 使服从方程 (2.14) 的运行指标

$$\|\bar{\psi}^{obs} - \bar{\psi}^{model}\| \quad (2.15)$$

达到最小, 可行性定界在 \bar{a} 和 $\bar{\psi}^{model}$ 。其中 $\|\dots\|$ 为任何类型的范数 (如: 加权二次范数)。

虽然, 手头的模型关于状态变量可能是高度非线性的, 但通常这并不是校准所调整的参数组 a , 或 a 的子集的情况。而且矩阵 $\partial \bar{f} / \partial \bar{a}$ 通常含有许多零。由于 (2.14) 类型的方程数大于可估计参数的数目, 方程 (2.14) 是超定的。在某种意义上使解平滑是容易的, 但更重要的是评价 \bar{a}^0 的稳定性, 例如, 作方差分析, 白噪声的正态性检验等。 \bar{a}^0 围绕其平均值的标准差的信息最终可能用于把随机性引入模型的偏离点, 承认现实生活中的参数不可能如建模者假设的那么稳定。

由于某个参数, 如 a_k , 很少在模型方程的一个或两个以上地方出现, 所以解方程 (2.14) 得到的 a_k 的一个不可接受的值, 十分准确地标出了模型中不适当的项及结构。经验显示, 这个方法作为检

出不适当模型项的判断工具是有价值的。

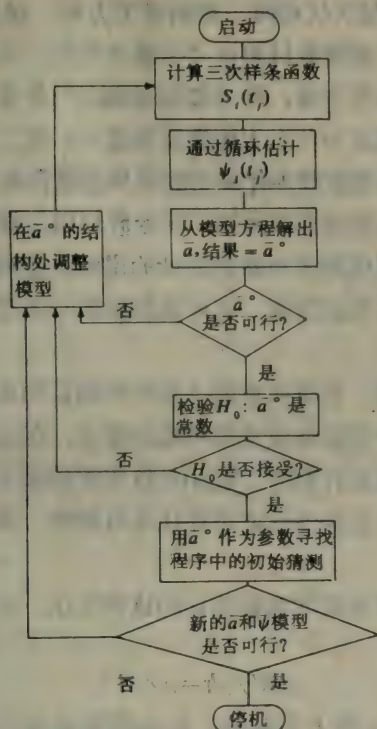


图 2.26 所用方法的框图。

由于方程是根据三次样条函数逼近法，密集的观察是必要的，即在局部三次多项式很好逼近观察值这个意义上， $t_{j+1} - t_j$ 应很小。要检验这点是否满足，一般来说是困难的，“真正的” $\bar{\psi}_i(t)$ 函数可能有产生振动微商 $\bar{\psi}_i(t)/dt$ 的细微旋转。但是，如果方法在观察的随机子集上基本产生相同的结果，假设 $\{S_i(t_j)/dt\}$ 代表逐日基础上的真正变化率可能是安全的。模型方程适当调节之后，最终会得到可接受的参数集 \bar{a}^0 。

以 \bar{a}^0 作为初始猜测，用集的系统扰动可以找到更好的参数

集,直到某个范数(运行指标)。

$$\|\bar{\psi}^{obs} - \bar{\psi}^{model}\| \quad (2.16)$$

达到(局部)最小。每次扰动时,都解模型方程。梯度 $\{\partial\psi_i / \partial a_k\}$ 很难是分析已知的。参数数目超过4个或5个时,目前用于解这种问题的所有数值方法都失败,除非初始猜测(\bar{a}^0)非常接近于使运行指标最小的值。这就是为什么上面提及的第一、第二步是如此重要。应用强化测定来校准富营养化模型的结果总结在表2.13中。可以看到,参数估计中的差别是显著的,在参数利用之前进行最后校准。

校准之前,强化测定对参数估计的说明性使用是根据浮游植物的实际生长。通过确定微商,有可能使参数与模型方程中的未知数吻合。

为了找到微商,在有关情况下用野外测量和观察。原则上相同的基本观点可用于实验室或者微环境的建立。在这两种情况下,利用较小单位的测量是有利的,较小单位中扰动因子或过程可能保持稳定。重要状态变量的当时记录往往是可能的,会提供大量数据,减少标准差。

引用一个例子来说明参数估计的这种方法。鱼类生长可用下列方程描述:

$$dW/dt = a \times W^b \quad (2.17)$$

其中 W 是重量, a 和 b 是常数。在水族箱或水生生物培养室测量鱼的重量随时间的变化是可能的。如果足够的数据可供利用,用统计方法决定上述方程中的 a 和 b 是容易的。在这种情况下,已知摄食在最适水平上,没有捕食者存在,影响生长的水质维持稳定,可以保证鱼的最好生长条件。通过改变这些条件,有可能发现水质、可利用的食物对生长参数的影响。这些实验的结果往往可在文献中发现。但是,建模者可能会找不到对他感兴趣的物种的参数,或者他不能找到他要为之建立模型的生态系统的主要条件下的文献参数。于是,他可以用这样的实验来确定这个模型的重要参数。即使他能够找到重要参数的文献值,但他估计文献中参数的区间对最灵敏的参数来说太宽的话,他还是要要在实验室或小环境中确定参数。

表 2.13 参数值的比较

参 数	参 数 (符号)	单 位	应用强化测定	Glumsø 湖	Lyngby 湖	文献范围
沉降率	SVS = D · SA	md ⁻¹	0.30 + / - 0.05	0.2	0.05	0.1~0.6
最大生长率 ⁰⁾	CDR _{max} (减少的)	d ⁻¹	1.33 + / - 0.51	2.3	1.8	1~3
最大生长率 ⁰⁾	CDR _{max} (模型)	d ⁻¹	4.71 + / - 1.8	4.11	3.21	2~6
最大吸收率 P ⁰⁾	UP _{max}	d ⁻¹	0.0072 + / - 0.0007	0.003	0.008	0.003~0.01
最小 C / 生物量比率 ⁰⁾	FCA _{min}		0.4	0.15	0.15	0.3~0.7
最小 P / 生物量比率 ⁰⁾	FPA _{min}		0.03	0.013	0.013	0.013~0.035
最小 N / 生物量比率 ⁰⁾	FNA _{min}		0.12	0.10	0.10	0.08~0.12
最大吸收率 N ⁰⁾	UN _{max}	d ⁻¹	0.023 + / - 0.005	0.015	0.012	0.01~0.035
米氏常数 ⁰⁾	KN	mg l ⁻¹	0.34 + / - 0.07	0.2	0.2	0.1~0.5
反硝化率	DENITX	gm ⁻³ d ⁻¹	0.83 + / - 1.05			
呼吸率 ⁰⁾	RC	d ⁻¹	0.088	0.13	0.2	0.05~0.25
硝化率 P	KDP ₁₀	d ⁻¹	0.80 + / - 0.47	0.40	0.25	0.2~0.8
硝化率 N	KDN ₁₀	d ⁻¹	0.21 + / - 0.11	0.05	0.15	0.05~0.3
最大吸收率 C ⁰⁾	UC _{max}	d ⁻¹	1.21 + / - 0.97	0.65	0.40	0.2~1.4

Glumsø 和 Lyngby 湖的生物地理化学和形态是近似相同的。

0) 所有与浮游植物有关的参数, 也见表 3.5 和 7.4.4.

但是，从文献中或从这样的实验中得到的参数应该谨慎应用，因为生物参数的实验室或小环境中的值与自然值之间的差别比化学或物理参数的大得多。这方面的理由可总结成如下几点：

1) 生物参数一般对环境因子更敏感。说明的例子是：低浓度的有毒物质能显著地改变生长率。

2) 生物参数受许多环境因子的影响，其中一些是非常可变的。例如，浮游植物的生长率取决于营养物浓度，但局部的营养物浓度又取决于水的涡流，这又取决于风的应力等。

3) 而且，第二点中的例子显示影响生物参数的环境因子是相互作用的，这使得用实验室的测量来预测自然参数的实际值几乎不可能，因为实验室中环境因子都保持稳定。另一方面，如果测量在原地进行，那就不可能说明在哪些情况下测量是有效的，因为同时需要确定太多的相互作用的环境因子。

4) 生物参数或变量的确定往往不能直接地进行，但有必要测量另一个量，它不能完全与所关注的生物量有关。例如，浮游植物生物量不能用任何直接的测量确定，但有可能通过利用叶绿素浓度，ATP 浓度，干物质 $1\sim 70\mu$ 等间接地测量。但是，这些间接的测量没有一个给出浮游植物浓度的确切值，因为叶绿素或 ATP 对生物量的比率不是常数，干物质 $1\sim 70\mu$ 可能包括其他的颗粒（如粘土颗粒）。因此，实践上建议同时用几种间接的测定以保证应用合理的估计值。

相应地，浮游植物的生长率可以用氧气法或 C-14 方法确定。两种方法都不能确定光合作用，而是氧的净产生，及碳的净吸收，就是光合作用和呼吸作用的结果。因此修正这两种方法的结果来说明呼吸作用，但是，很明显，在各种情况下的修正是难于精确做到的。

5) 生物参数最后还受生化性质的几种反馈机制的影响。过去将确定将来的参数。例如，浮游植物的生长率取决于温度——这是容易包括在生态模型中的一种关系。通过最适温度得到最大生产率，但过去的温度格局决定最适温度。寒冷期将降低最适温

度。在某种程度上，这点可通过引入可变参数来考虑（见 Straskraba, 1980）。换句话说，把参数考虑为常数是一种近似法。生态系统是一个灵活的软系统，只能用近似法把它描述为具固定参数的刚性系统（见 Jørgensen, 1981）。

上面已经指出，如果我们有参数的良好的初始猜测，校准是很容易的。有些可在文献中找到，但如果我们要对所有有关生态系统中的物质流建立模型，那末，这些参数的量与实际需要的参数量相比仅是少数几个。对营养物质流，从文献中只能找到最普通物种的一些参数。但如果我们转向生态系统有毒物质流，则已知参数的数量更有限。地球上有成百万物种，感兴趣的环境物质约有 50,000 种。如果物质和物种之间的每种相互作用要 10 个参数，所需要的参数量是极为巨大的。例如，假定我们有 10,000 物种及 50,000 种环境物质，它们之间的每个相互作用需要 5 个参数，则所需的参数量是 $5 \times 10,000 \times 50,000 = 10^9$ 个参数。在 Jørgensen 等 (1979) 中能发现 40,000 个参数，如果我们估计这本手册包括整个文献的约 20%，我们仅知道需要的参数的 10ppm 左右。

物理和化学已试图通过建立一些化学化合物的性质和其组成之间的一般关系来解决这个问题。如果需要的数据不能从文献中找到，这样的关系广泛地用作解决这问题的第二最佳方法。

与生态学相平行，我们需要一些能给出所需参数良好初步估计的一般关系。

化学中应用这样的一般关系在许多情况下给出完全可接受的估计。在环境方面使用的许多生态模型要求的准确性不很高。例如，许多有毒物质模型中，仅需要知道我们是否远离或接近有毒水平。但是，在推荐作更一般性应用之前，对这样的一般关系的应用需要积累更多的经验。

在这方面应强调，在化学中，使用这种一般关系要特别注意。

现代分子理论为预测纯粹物质和混合物的化学的、物理的、热力学的特性的定量数据提供了坚实基础。生物科学不依据于相

似的综合理论，但在某种程度上，有可能在生态学中应用基本的生化机制定律。而且，所有动植物基本的生化机制是相同的。当然生化化合物的谱系是很广的，另一方面，考虑到物种数量和可能的生化化合物的数量，它还是非常有限的。不同蛋白质分子的数目是显著的，但它们都仅由 24 个不同的氨基酸构成。

这点解释了为什么所有物种的基本组成是十分相似的。为了其基本的生化功能，所有的物种都需要一定量的碳水化合物，蛋白质、脂肪和其他化合物，由于这些生化物质由相对少的几种简单有机化合物构成，所以生物的组成成分变化很小（见 Jørgensen et al., 1979 文章中的表）就不足为怪了。

生化反应途径也是一般的，这在所有生化教材中都已阐明。食物组份中化学能量的利用对哺乳动物和微生物基本上是相同的。因此，已知食物组成时，有可能计算食物消化释放的能量 E_1 ：

$$E_1 = 9 \cdot \frac{\text{脂肪}\%}{100} + 4 \cdot \frac{(\text{碳水化合物} + \text{蛋白质})\%}{100} \quad (2.18)$$

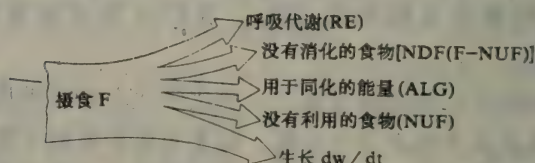


图2.27 表示鱼生长模型的原理。摄食用于呼吸，或不消化，或用于同化过程，或没有利用，及用于生长。注意，ALG 等于 $(F - NUF) \cdot (1 - NDF) \cdot ALC$ ，仅 $(F - NUF) \cdot (1 - NDF) \cdot (1 - ALC)$ 可用于呼吸和生长，ALC 是参数（见 Jørgensen, 1976）。

能量守恒定律对生物系统也是有效的，见图 2.27。利用食物组份的化学能量支付生长、呼吸、同化、繁殖和损失的能量需要。由于在一方面，有可能建立这些需要之间的关系，另一方面，需要知道物种的一些基本特性，所以有可能把不同物种的数字填入图 2.27 的项目上。这是生态建模中相当一般而有效的参

数估计的方法。

物种的表面积是一个基本特性。表面积定量地指明环境边界的大小。按照热传递定律，散失到环境的热量必须与这个面积及温差成比例，一方面，对许多参数来说，消化率、肺、猎场等是确定的，另一方面，它们都取决于动物的大小。

因此并不奇怪，动植物的许多参数与大小高度相关，这意指对许多参数仅依据大小有可能得到很好的初次估计。当然，参数也依赖于物种的许多特性，但与大小及良好的估计（这点在许多模型中是有价值的，至少作为校准的初始值是这样）相比其影响很小。

因此，这些考虑的结论必然是：应该有许多参数，它们可能与简单的特性有关，例如有机体的大小，这样的关系依据于基本的生物化学和热力学。

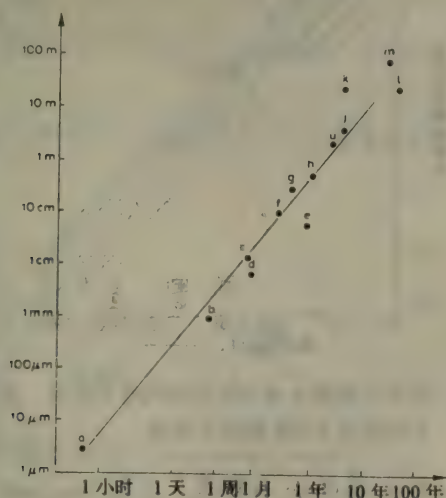


图2.28 以双对数标尺绘制的长度和世代时间的关系，(a)假单胞菌 (b)水蚤 (c)蜂 (d)家蝇 (e)蜗牛 (f)家鼠 (g)野鼠 (h)狐狸 (i)大角鹿 (j)犀牛 (k)鲸 (l)桦木 (m)枞树

首先，从细菌到最大的哺乳类和树，大小和世代时间 (T_g) 之间有一个很强的正相关 (Bonner, 1965)。关系如图 2.28。这个关系可用上面提及的大小 (表面积) 和每单位体重的总代谢作用之间的关系来解释。它意指生物越小，其代谢活动越大。个体增长率 (r) 由指数或逻辑斯蒂生长方程定义：

$$dN/dt = rN \quad (2.19)$$

及
$$dN/dt = rN(1 - N/K) \quad (2.20)$$

又是与世代时间成反比。这如图 2.29 所示，其中 r 和 T_g 以双对数标尺作图。关系都落在斜率为-1 的窄长带域内。

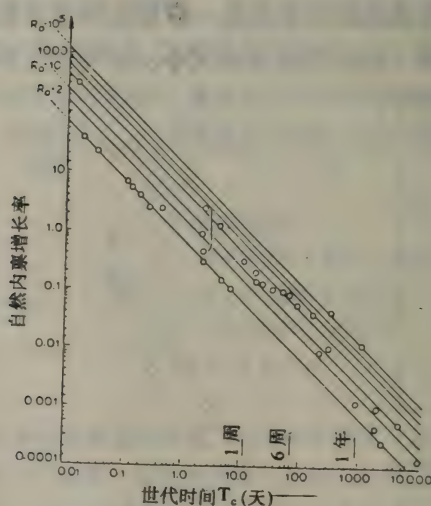


图 2.29 自然内禀增长率与世代时间的坐标图，对角线代表各种生物 $2-10^5$ 的净生殖率。

这意指 r 和生物的大小有关，但如 Fenchel(1970)所示，归入三组：单细胞、变温动物和恒温动物，见图 2.30。因此单位重量的代谢率与大小有关如图 2.31 所示。相同的基础表示在下列方程中：已知重量(W)时，给出鱼的呼吸，食物消耗及氨排泄：

$$\text{呼吸} = \text{常数} * W^{0.80} \quad (2.21)$$

$$\text{食物消耗} = \text{常数} * W^{0.65} \quad (2.22)$$

$$\text{氮排泄} = \text{常数} * W^{0.72} \quad (2.23)$$

这也表达在 Odum 的方程中 (Odum 1959, P56)。

$$m = kW^{-1/3} \quad (2.24)$$

其中 k 是常数, 对所有物种, 约为 $1.4\text{kcal} / \text{g}^{2/3} / \text{天}$, m 是单位重量代谢率。

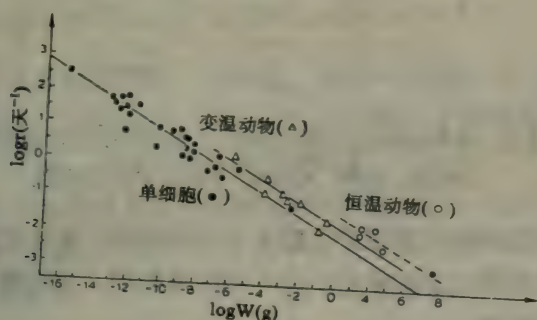


图 2.30 各种动物的内禀自然增长率与重量的坐标图。

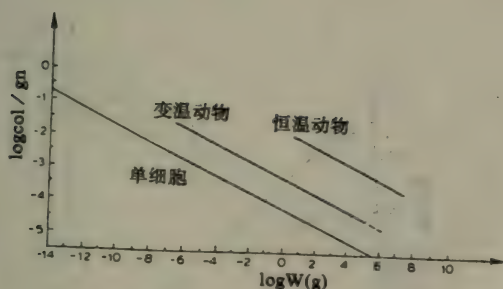


图 2.31 各种动物的代谢率与重量的关系。

其他的动物也存在相同的关系。由于形状的差别, 这些方程中的常数可能稍有不同, 但方程是相同的。

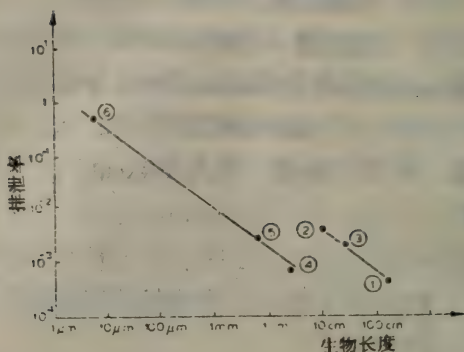


图 2.32 各种动物 Cd (24小时) $^{-1}$ 排泄与长度的坐标图。1)人, 2)家鼠, 3)狗, 4)牡蛎, 5)蛤, 6)浮游植物。

所有这些例子都说明生物大小(表面积)和生化活动的基本关系。表面积定量地确定了与环境的接触面, 及吸收食物和排泄废物的可能性。

相同的关系如图 2.32~2.35 所示, 那里包括了有毒物质的生化过程。

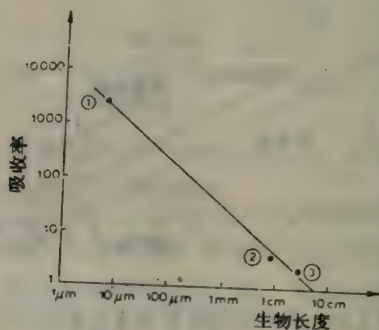


图2.33 各种动物 (Cd) 吸收率 ($\mu\text{g/g} \cdot 24\text{h}$) 与长度的坐标图, (1)浮游植物 (2)蛤 (3)牡蛎。

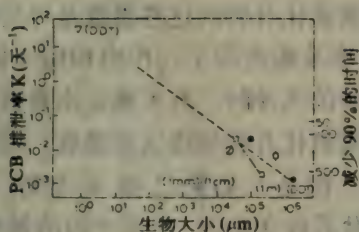


图 2.34 PBC 和 DDT 的排泄与生物大小的关系。

这些图由文献数据构成，如所见，排泄率和吸收率（水生生物）有与代谢率相同的倾向（图 2.31）。当然，这并不奇怪，因为排泄取决于代谢，直接吸收取决于表面积。

指明生物中浓度对基质中浓度之比的浓度因子，也有类似关系，见图 2.35。通过平衡，浓度因子可表示为吸收率对排泄率之比，如 Jørgensen (1979) 所示。由于大多数浓度因子由平衡确定，图 2.35 中的关系看来是合理的。这里按文献指出一些物种的浓度因子的区间（见 Jørgensen et al., 1980）。

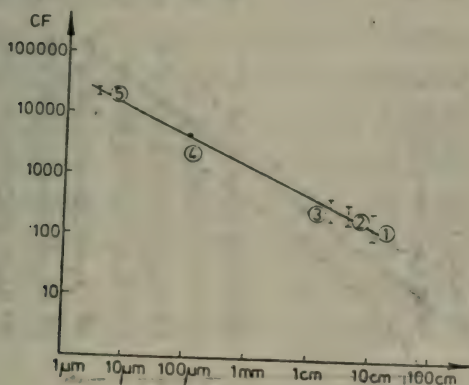


图 2.35 Cd 的 CF 对大小的图像：(1)金鱼 (2)软体动物
(3)虾 (4)浮游动物 (5)藻类(褐藻+绿藻)。

图 2.32 到 2.35 说明的原则可一般地应用。换句话说，只要一个或几个物种的元素或化合物的这些参数是可用的，那就有可能找出排泄率、吸收率及浓度因子。作出相似于图 2.32 到 2.35 的坐标图，并已知生物的大小时，有可能定出参数值。

至今仅对极少数有机化合物知道这些参数，而需要这些知识的也只有少数物种，但是，如果已知 n -辛醇 / 水分配系数 (K_{ow})，土壤-水吸附系数 (K_{oc}) 或水中的溶解性 (S)，有可能估计有机化合物的 CF，当前用于这样估计的回归方程如表 2.14 所示。

描述一个营养级到下一营养级的放大因子，即生物或生态放大因子，如果不能在文献中找到，也可用溶解性数据估计：

$$\log EM = -0.4732 \log S + 4.486$$

(Metcalf et al., 1975) (蚊鱼, 整条)

$$\log EM = -0.3891 \log S + 3.995$$

(Lu and Metcalf, 1975) (蚊鱼, 整条)

大多数环境的有机化合物的分配系数可在文献中找到，但如果没有这数据，也有可能从水的溶解性去估计分配系数，如图 2.37 所示。水溶解性的数据应该总是可利用的。

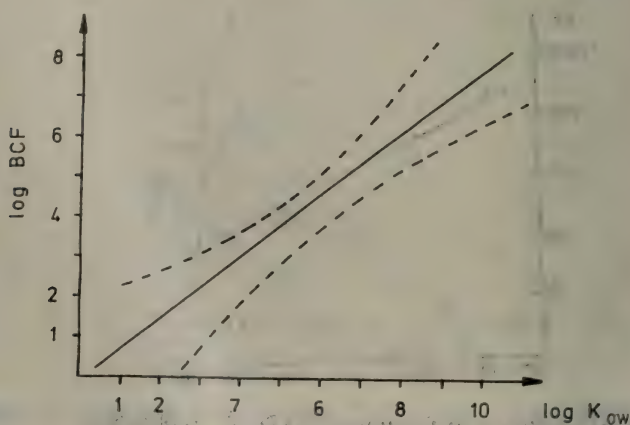


图 2.36 生物浓度因子(按 Veith et al., 1979)。

表 2.14 估计生物浓度因子的回归方程

指示物	关 系	相关 系数	范围 (指示物)	动物	化合物 数目	参 考 文 献
K_{OW}	$\log CF^b = -0.973 + 0.767 \log K_{OW}$	0.76	$2.0 \times 10^{-2} \sim 2.0 \times 10^6$	鱼	36	Kenaga and Goring, 1978
K_{OW}	$\log CF^b = -0.7504 + 1.1587 \log K_{OW}$	0.98	$7.0 \times 10^0 \sim 1.6 \times 10^4$	蚊鱼	9	Metcalf et al., 1975
K_{OW}	$\log CF^b = -0.7285 + 0.6335 \log K_{OW}$	0.79	$1.6 \times 10^0 \sim 1.4 \times 10^4$	蚊鱼	11	Lu and Metcalf, 1975
K_{OW}	$\log CF^c = -0.124 + 0.542 \log K_{OW}$	0.95	$4.4 \times 10^2 \sim 4.2 \times 10^7$	鳟	8	Neely et al., 1974
K_{OW}	$\log CF^c = -1.495 + 0.935 \log K_{OW}$	0.87	$1.6 \times 10^2 \sim 3.7 \times 10^6$	鱼	26	Kenaga and Goring, 1978
K_{OW}	$\log CF^c = -0.70 + 0.85 \log K_{OW}$	0.95	$1.0 \times 10^0 \sim 1.0 \times 10^7$	黑头呆鱼	59	Veith et al., 1979 (see fig. 2.)
K_{OW}	$\log CF^b = -0.124 + 0.542 \log K_{OW}$	0.90	$1.0 \times 10^2 \sim 5.0 \times 10^7$	黑头呆鱼	59	Lassiter, 1975
				蓝鳃太阳鱼		
				蚊鱼		
				虹鳟		
				绿太阳鱼		
K_{OW}	$\log BCF^b = 2.024 + 1.225 \log K_{OC}$	0.91	$0.4 \times 10^0 \sim 4.3 \times 10^4$	鱼	22	Kenaga and Goring, 1978
K_{OW}	$\log BCF^c = 1.579 + 1.119 \log K_{OC}$	0.87	$3.2 \times 10^0 \sim 1.2 \times 10^6$	鱼	13	Kenaga and Goring, 1978
$S(\text{mg l}^{-1})$	$\log BCF^b = 2.183 - 0.629 \log S$	-0.66	$1.7 \times 10^{-3} \sim 6.5 \times 10^5$	鱼	50	Kenaga and Goring, 1978
$S(\mu\text{g l}^{-1})$	$\log BCF^b = 3.9950 - 0.3891 \log S$	-0.92	$1.2 \times 10^0 \sim 3.7 \times 10^7$	蚊鱼	11	Lu and Metcalf, 1975
$S(\mu\text{g l}^{-1})$	$\log BCF^b = 4.4806 - 0.4732 \log S$	-0.97	$1.3 \times 10^0 \sim 4.0 \times 10^7$	蚊鱼	9	Metcalf et al., 1975
$S(\text{mg l}^{-1})$	$\log BCF^b = 2.791 - 0.564 \log S$	-0.72	$1.7 \times 10^{-3} \sim 6.5 \times 10^5$	鱼	36	Kenaga and Goring, 1978
$S(\mu\text{mol l}^{-1})$	$\log BCF^c = 3.41 - 0.508 \log S$	-0.96	$2.0 \times 10^{-2} \sim 5.0 \times 10^3$	鳟	7	Chiou et al., 1977

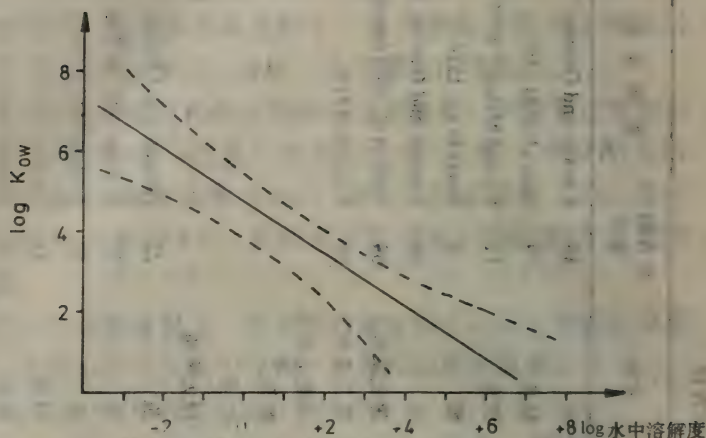


图2.37 包括脂肪族和芳香族烃，芳香酸，有机氯和有机磷杀虫剂，多氯代联苯等一系列有机化合物的 $\log K_{OW}$ 对 $\log S$ 的线性回归。 P 是 n -辛酸与水的分配系数。在室温中测定， S 是水中的溶解性 ($\mu\text{mol/l}$) 在 $10 \sim 30^\circ\text{C}$ 下测定。(按 Chiou et al., 1977)。

很明显，要对所有有毒物质的环境分布模型所需要的全部参数进行测量是不可能的。因此，有必要使用所介绍的规则，这些规则在缺少所需数据时可以应用。当然，这样的规则给出估计值，它比相应的测量数据有较高的标准差，但在大多数情况下，这样的估计给出令人满意的精确性。

但是，得出可应用性的清楚结论之前，需要有使用这样的估计和规则的较多的经验。介绍的结果说明，如何可以根据生物大小和分配系数去获得几个参数。

根据这些考虑，现在可概括介绍进行生态模型的校准是怎样可行的：

1. 首先，从文献中找到尽可能多的参数。即使区间较大的参数也是非常有价值的，对所有参数，必须假定其初始值。

2. 如果一些参数不能在文献中找到, 则可利用上面提及的一般关系之一, 或在实验室或小环境中作出确定。

3. 有了所有参数的区间之后, 必须用参数的最好初始猜测进行灵敏度分析, 例如, 区间的中位值可用作初始猜测。

4. 利用校准中的最灵敏的参数, 建模者试图使模型输出与观察数据吻合。如果有可能使一些状态变量保持不变, 建模者尽可能一次只考虑几个子系统或少数几个过程。

5. 如果在这点上失败, 建模者应考虑利用强化测定, 或在实验室或利用小环境对重要参数作精确的测定。如果模型目的在于描述系统的一定动态, 数据应在所有情况下都反映动态。换句话说, 如果可用数据不足以遵循模型的状态变量的动态, 则强化测定将是基本的, 见图 2.25。

6. 把第 5 点的结果用于反复的校准中, 使用第 4 点中提及的试错程序。

7. 然后用第 6 点中找到的参数作为参数的初始值, 进行第二次灵敏度分析。

8. 最后按模型结果的重要性加权状态变量, 用自动校准程序进行最灵敏参数的校准。在这个阶段必须定义一个目标函数, 如, 方程 2.12。

最好以平均值 \pm 标准差所确定的区间对选择的参数进行自动校准。标准差或是根据文献中找到的以前的校准来估计, 或是用小环境, 强化测定或实验室研究来确定。

沿着这条路线进行校准是繁琐的, 但评价模型结果时, 能信赖参数并对参数不产生疑问, 这对模型能得到进一步应用是重要的。

说明 2.3

说明 2.1 中介绍的模型, 得到下列测量值 (见表 2.15)。

必须校准模型中两个最主要的参数 K 和 R , 给出模型输出和测量值之间尽可能好的一致。如说明 2.1 提及的, 两个参数的初始猜测是: $K=1.0$ 及 $R=0.1$ 。

表 2.15

t	测 量 值	
	PS	PA
0	0	1.0
80	0.160	0.80
160	0.140	0.85
240	0.180	0.80
365	0.120	0.88

DSL 程序有利于使校准优化。模型运行 102 次。目标函数在这里定义为 $\sum (\text{测定量} - \text{模型输出})^2$ ，通过改变参数为 $K=1.759$ 及 $R=0.0573$ ，目标函数就从 29.68 改善为 27.99。

2.8 证实

当建模者满意地结束校准时，他的下一个最明显的问题应该是：校准发现的各个参数是否代表系统中的实际值？甚至在数据丰富的情况下，有可能通过参数选择迫使错误的模型给出与数据吻合得很好的输出。因此，建模者用独立的一组数据检验所选择的参数是重要的，这个过程称之为证实。但是必须强调，证实仅在可用数据所代表的条件范围内进一步确证模型的行为。因此，最好用一个周期得到的数据来证实模型，在这个周期中，其他的条件要比在校准时收集数据的周期中优越。例如，如果用一个富营养化模型，理想的状况应该是在较大的营养物输入范围中对建模的生态系统进行观察，因为模型用于预测生态系统对变化的营养物负荷的响应。由于它必须对应于预测的复合证实，这往往是困难的，但那时可直接利用数据，模型预测就是多余的了。不过，从营养物负荷的一定范围，例如从潮湿的和干燥的夏天得到数据，是可能的和有益的。或是，也有可能从形态、地质和水化

学都与建模生态系统相似的生态系统得到数据。

同样, BOD/DO 模型应在较大的 BOD 负荷范围下证实, 有毒物质模型在较大的有毒物质浓度范围下, 种群模型根据不同的种群水平等进行证实。

如果不能得到理想的证实, 并不意味着模型的结构无用。第一章已提及, 模型是多目的工具, 如果不能进行最好的证实, 证实模型还是重要的。此外, 只要建模者对管理者介绍模型所有未解决问题, 模型总可用作一个管理工具。随着我们在使用模型过程中得到更多的经验, 未解决问题的数目将会减少。

证实的方法取决于模型的目的。用 2.7 节中方程 (2.12) 所示的目标函数去比较测量数据和模型输出, 这就是一个明显的试验。但是, 这往往很不够, 由于它不注重于模型的主要目标, 而仅注重于模型正确地描述生态系统状态变量的一般能力。因此, 需要把模型的主要目的转换成几个证实标准。它们不能一般地公式化, 但对模型和建模者来说是个别的。例如, 如果用 BOD/DO 模型预测河流的水质, 比较模型预测的最小氧浓度同相应测量的数据是有用的。对一个富养化模型, 最大浮游植物浓度和最大生产可用于证实。对种群模型, 建模者可能感兴趣于某物种的最小或最高水平等。

在数据缺乏的情况下, 有可能不能满足这些证实标准, 但这时比较平均状况可能是有用的, 因为可用数据的质量, 模型不能很好地描述系统的动态, 而仅能给出主要变量的平均或一般水平的信息。

对证实的讨论可总结如下:

1. 证实总是需要的。
2. 应该设法得到证实所用的数据, 那是与校准用的完全不同的数据。重要的是从强制函数的宽广变化范围得到数据, 这些强制函数是由模型的目的来定义的。
3. 在模型的目的和数据的质量基础上立出证实标准的公式。

2.9 模型的约束

目前大多数生态模型取方程 (2.13) 的形式 (例外的有离散模型、随机模型、自修正算法模型等)。

朴实的问题是: 方程 (2.13) 型所有可能的子集中哪些是生态模型? 对方程 (2.13) 应加上哪些约束使其成为生态模型?

这个问题的答案很多, 范围宽广, 包括从实在的事实到假设, 一直到纯粹的猜测。模型约束可归类如下:

- 1) 物质和元素的守恒,
- 2) 动量的守恒,
- 3) 能量的守恒,
- 4) 边界条件,
- 5) 初始条件,
- 6) 生物量组成的狭窄的范围,
- 7) 热力学第二定律,
- 8) 化学和生化过程定律,
- 9) 生物学过程定律 (及其他生物约束),
- 10) 其他的热力学约束,
- 11) 结构约束。

约束应被考虑为按照模型的性质找到可用的方程的手段。模型必须反映我们的自然科学知识, 它被公式化成定律或约束。因此, 建模者尽可能多地应用上述约束是有好处的。在大多数情况下, 不可能应用所有的, 因为它取决于模型。例如, 如果模型是一个地球生化模型, 不包括能量关系的描述, 则能量守恒原理不能在模型中立出公式。但是, 在大多数建模情况下, 可同时用几个约束。

1) 物质守恒

一般的地球生化系统中, 物质平衡可写成公式:

$$\frac{\partial \psi_c}{\partial t} = -\nabla \cdot (\bar{J}_c + \psi_c \bar{v}) + \sum v_{rc} \zeta_r \quad (2.25)$$

其中 ψ_c 是化合物 c 在一个以速度 \bar{v} 移动的体积单元中的浓度, J_c

是从体积单元流出的 c 的净流量, v_{rc} 是 c 参与的所有反应 r (反应速率 $\dot{\zeta}_r$) 的带符号的化学计量系数。虽然许多很好的模型通过选择其他的状态变量而不是化合物的浓度来处理转化和迁移现象 (如: 猎物-捕食者模型中的个体数), 但还是推荐, 只要有可能, 选择 ψ 为克分子浓度 (或当量), 其优点是, 所有含元素 c 的组份的方程 (2.26) 的总和应产生:

$$\frac{\partial \psi_c}{\partial t} = -\nabla \cdot (\bar{J}_c + \psi_c \cdot \bar{v}) \quad (2.26)$$

其中

$$\psi_c = \sum \psi_c \quad \text{及} \quad \bar{J}_c = \sum \bar{J}_c$$

2) 动量守恒

这个物理原理本质上根据于牛顿定律。流体动力学中, 牛顿定律是建立 Navier-Stokes 方程和 (不太一般的) Reynold 方程的起点 (见 Tracor 1971, 它也含有许多生态学上令人感兴趣的例子)。

3) 能量守恒

一个体积单元中的能量守恒可用向量表达为

$$\frac{\partial u}{\partial t} = -\nabla \cdot \bar{J}_u, \quad \bar{J}_u = \bar{J}_q + u\bar{v} + \bar{P} \cdot \bar{v} + \sum_c \phi_c \cdot \bar{J}_c \quad (2.27)$$

用的符号是: u 能量密度, \bar{J}_q 热流量, \bar{P} 应力张量, ϕ_c 属于每单位物质上外力的潜能。(2.27) 式右边项描述: 热流、平流、机械功和外力作的功。

4) 边界条件

边界条件的数目和类型强烈依赖于生态系统、有关的特殊问题及我们准备构成的模型类型。生态系统是开放系统。在把生态系统与其环境分开的表面上, 我们必须规定下述边界值: 能量和物质穿过表面的流通量及 / 或生态系统表面的组份的浓度和温度。例如, 如果模型中包括热效应, 就需要温度的边界条件。温度或热的流通量或两者都是规定的。边界条件反映了作用在生态

系统各组份上的环境约束。

5) 初始条件

大多数动态模型取决于初始条件。用不同的初始条件时,生态系统的状态可能会长时期不相同。初始条件代表模型被描述之前系统的时间(历史)。由于系统依赖于其历史(例如,见 Patten (1983)), 所以适当地规定初始阶段是重要的。

例如:当模型被用来描述特殊条件下生态系统对强制函数的各种格局的响应时,初始阶段可以用模型的目的来定义。

另一种可能性是测量初始阶段的状态变量,并用这些值作为初始条件。需要模型长期稳定时,初始条件就是状态变量的这样的初始值,它们与强制函数有相同的季节性或昼夜波动,将状态变量逐渐带回到相同的值或波动。

在所有情况下,进行初始值的灵敏度分析是可取的,以观测哪些初始值需要最高的精确性。而且,为了观察模型的稳定性,常需在检验阶段用状态变量初始值的广泛变程作模拟。

稳定状态模型往往包括一个初始状况,那是生态系统瞬间的或平均的描述。然后在初始强制函数改变时,用模型观察生态系统的变化。比较改变情况下的状态和初始状态,就得到生态系统对改变了的条件的响应。

6) 生物量组成的狭带域

Jørgensen 等 (1979) 的表说明典型的生物量组成。它们可能变化但在相对狭窄的带域内。例如,如果包括速率和率系数的磷循环被了解得很清楚,我们就知道氮的相应速率是磷的 2.5~15 倍。当然,这样的信息对建模者很有价值。化学组成的约束可使他用很少的数据构成模型。

7) 热力学第二定律

延伸到远离平衡态的开放系统的热力学第二定律,可以表为不等式 (Nicolis-Prigogine, (1977))

$$\sigma > 0 \quad (2.28)$$

其中 σ 是每单位体积的局部熵产物,由下式计算:

$$T\sigma = -\bar{J}_s \cdot \nabla T - (\bar{P} - P\bar{I}) : \nabla \bar{v} - \sum_c \bar{J}_c \cdot (\nabla \mu_c - \bar{f}_c) + \sum_r \xi_r A_r \quad (2.29)$$

式中 T 表示温度, \bar{P} 是应力张量, P 流体静压力, \bar{I} 单位矩阵, \bar{v} 体积单元的速度, \bar{J}_c 是组份 c 的流通量, μ_c 是其化学势, \bar{f}_c 作用于 c 每单位物质的力, ξ_r 是反应 r 的反应率, A_r 它的亲和性(由化学势及化学计量学计算), 最后,

$$\bar{J}_s = \frac{\bar{J}_g}{T} + \frac{1}{T} \sum_c \mu_c \bar{J}_c \quad (2.30)$$

是体积单元流出的熵通量。(2.29) 式表示自由能的消散 ($T\sigma$) 是由于: 温度梯度诱导的熵通量 ($-\bar{J}_s$), 切变应力推动的速度梯度, 扩散和外力引起的物质迁移, 及化学亲和性迫使的 (生物) 化学反应。熵平衡由下式表示:

$$\frac{\partial S}{\partial t} = -\nabla \cdot (\bar{J}_s + S\bar{v}) + \delta \quad (2.31)$$

其中 S 是每单位体积的熵。系统总熵 (S) 的变化通过积分 (2.31) 式而求得:

$$\frac{dS}{dt} = \frac{d_e S}{dt} + \frac{d_i S}{dt} \quad (2.32)$$

其中 $\frac{d_e S}{dt} = - \int_{\text{表面}} (\bar{J}_s + S\bar{v}) \cdot d\bar{a}$

和 $\frac{d_i S}{dt} = \int_{\text{体积}} \sigma dV > 0 \quad (2.33)$

这个方程尤其显示系统仅能通过负熵通量 ($d_e S/dt < 0$), 补偿内在熵产物 ($d_i S/dt > 0$) 来维持非平衡的稳定状态 ($dS/dt = 0$)。这样的一种通量把序诱入系统。生态系统中最终的负熵通量来自太阳辐射, 及诱导序, 例如: 生化分子序。

可以用消散函数 (2.32) 辨别广义的系统力 $[-\nabla T, (-\bar{P} - P\bar{I}), -(\nabla \mu_c - \bar{f}_c), A_r]$ 。生态模型主要涉及流及过程。可能

还涉及很少受到注意的引起这些流和过程的力。这可能部分由于来自热静力学的遗俗（平衡的热动力学——一个多世纪来科学之王），因为在热静力学中局部力消失。

8) 化学和生化过程的定律

化学和生物化学为过程建立了一些定律。这些过程也在生态系统中出现，应该用化学和生物化学知识来描述。也许，生态系统显著的化学过程大概可归类为：

酸-碱反应，

金属离子的配位反应及配位体，

固体相的沉淀和溶解，

吸附和去吸附，

氧化还原过程，

气体溶解及除气过程。

分解反应往往用一阶动力学能很好地描述，例如 BOD 的沉降项：

$$\frac{dBOD}{dt} = -k_1 \cdot BOD \quad (2.34)$$

同一方程的积分形式为

$$BOD_t = BOD_0 \cdot e^{-k_1 \cdot t} \quad (2.35)$$

具一个限制因子的酶反应或过程用所谓的米氏表达式：

$$V = K_2 \frac{S}{k_m + S} \quad (2.36)$$

其中 V 是反应率 $\left(= \frac{dS}{dt} \right)$ ， K_2 是速率常数， k_m 是米氏常数， S 是酶反应的底物浓度。

第 3 章中综述了物理、化学和生物化学及其在生态建模过程中用的数学描述。综述是广泛的，但不是完全的。许多物理、化学和生物化学的课本会提供遗漏的信息。

9) 生物过程的定律

这些还很难定量。提出的许多“进化准则”（这里的进化并不

是达尔文意义的进化)取极值原理的形式,例如 H.T.Odum 的“最大功率原理”(Odum, 1955)。

已证明 Glansdorff-Prigogine 的最小消散率原理仅在接近平衡态时是严格有效的。最小生态位重叠或“不要把所有蛋放在一只篮子里”原理 (May, 1973), 将来可能会定为极值原理。这与定量适应性问题有关。环境的改变诱导系统中潜在的机制,这肯定是确实的。这种“必需的变化”[如 Ashby (1967) 所称的]在我们的模型中很少考虑。即使把遗传库的总信息处理为一个常数,也应该有可能去模拟被改变了的环境所激活的这种信息的各种程度的现实性。

在纯粹的营养模型中,容易忽略控制的细致安排。Morowitz (1968) 说过:“一个错置的甲基团最终可能杀死一条鲸鱼。”

数学上已表明 (Smale, 1966) 结构稳定的系统很少大于三维。进化过程已滤出那些参数空间的细小的和数学上非模式的区域,这使系统具有长期稳定性。

生态系统历史的作用有时是显著的;例如,只要比较一下以前的 Malawi 湖和新形成的 Victoria 的动物区系。

生产力高的和可预料的环境往往会有利于较多的特化。寒冷地区和不可预料的环境可能有利于一般性。这几个注解指出,包罗各种生态系统发展的单个原理实际上就是乌托邦。

对系统的少数类型,没有精致的控制成分,结构响应关系的实践测量可以给出。用生态的缓冲能力去解释为什么超营养系统是简单的但却仍是稳定的 (Jørgensen & Mejer, 1979), 而且,为了优化,建议用尝试的猜测作为函数的形式。

如果生物约束显出取极值原则的形式,应该把注意力放在庞特里亚金最大值原理,它的一种形式:

在条件 $\psi = f(\bar{\psi}, C)$ 下,变化 $C(t)$, 使

$$\int_{t_1}^{t_2} Q(\bar{\psi}, C) dt$$

极大化，或者使哈密顿函数极大化：

$$H = Q(\Psi, C) + \sum_C f(\Psi, C) \quad (2.37)$$

刚才提及的仅指出数学上有希望，而现实问题是：应该优化什么，为了谁的福利？是为了个体生物，为了物种的进化发展，为了整个生态系统还是总的生物圈的福利？

第3章综述了生物过程方程，可用作模型的约束，这些方程含有这些过程的描述。如果一个表达式对一个生物学过程有效，建模会更简单些，但正如将在第3章证明的，对许多过程，有几个方程可用。对一定的生态建模问题，选择哪一个方程取决于：

1) 数据的质量和数量：数据越好，越有可能精确地描述过程并可选择更复杂的方程。它们将含有更多的参数，但数据应能应付校准。

2) 生态系统。一些生物过程没有一个一般的，与地点无关的描述。地点的差别往往由不同的食物网或其他生物细节引起，这些并不在模型中考虑，但可能影响所选择的状态变量。

10) 其他的热力学约束

许多科学家相信，进一步的热力学约束可能是对模型的将来的答案，它应该含有生态系统在系统水平上的特征。这将在第9章进一步讨论。

但是，应该提及二个概念：埃三极 (exergy) 和生态缓冲能力。

埃三极 (Exergy)

如果生态系统处于热力学平衡，熵 (S^{eq}) 应高于非平衡时。过多的熵是热力学信息：

$$I = S^{eq} - S \quad (2.38)$$

I 也等于信息的 Kullbach 测度 (Brillouin, 1956)：

$$I = k \cdot \sum_j p_j^* \cdot \ln \frac{p_j^*}{p_j} \quad (2.39)$$

其中 p_j^* 和 p_j 是系统分子在观察之前及之后的概率分布， k 是

Boltzmann 常数。

可以证明 (见 Evans, 1966), (2.38) 导致

$$I = \frac{U + PV - TS - \sum_j X_j n_j}{T} \quad (2.40)$$

其中 P , T 和 X_j 是假定系统与之作用的贮存库的集约性质, n_j 是克分子数。

R.B.Evans 把埃三极定义为

$$E = T \cdot I \quad (2.41)$$

因此, 从(2.40),

$$E = U + PV - TS - \sum_j X_j n_j \quad (2.42)$$

很容易看到在特殊情况下 E 退化成众所周知的热力学潜能。例如, 如果一个化学惰性系统仅与热贮存库相互作用, (2.42) 式成为

$$E = U - TS \quad (2.43)$$

即 Helmholtz 自由能, 因为 V 及 n_j 保持不变。同样, 如果系统仅与热和功贮存库耦合,

$$E = U + PV - TS \quad (2.44)$$

等于 Gibb 潜能。如果仅体积可与环境交换, E 等于焓 $U + PV$ 。

平衡热力学的主要假设之一是熵可由 U , V 和 n_j 以下列形式表示:

$$S = \frac{U}{T} + \frac{P}{T} V - \frac{1}{T} \sum_j X_j n_j \quad \text{平衡时} \quad (2.45)$$

于是从 (2.42) 式得出

$$E = 0 \quad (2.46)$$

这也可由式 (2.41) 和 (2.43) 推出, 进一步有

$$E \geq 0 \quad \text{一般} \quad (2.47)$$

应该再次强调式 (2.42) 的集约性质 (P, T, X) 是贮存库性质。因此埃三极取决于环境。一个空的容器正常地说有正的埃三

极, 但如果把它带到外层空间, 则 $E=0$ 。埃三极作为一个自由能概念, 是最大有用功 (无熵) 的度量, 可从系统发展到热力学平衡态的过程中提出, 与贮存库性质一致。

微分 (2.42) 式得埃三极平衡

$$\frac{dE}{dt} = - \int_{\text{表面}} \bar{J}_E \cdot d\bar{a} - T \int_{\text{体积}} \rho dV \quad (2.48)$$

其中 J_E 是埃三极流出通量

$$\bar{J}_E = \left(1 - \frac{T^R}{T}\right) \bar{J}_u + T^R \sum_c \left(\frac{X_c}{T} - \frac{X_c^R}{T^R}\right) \bar{J}_c \quad (2.49)$$

R 表示贮存库性质, E 不能定义为局部性质, 因为它依赖于其环境, 即子系统埃三极的总和不等于组合系统的埃三极。

生态缓冲能力

假定系统内部过程的松弛时间比驱动变量的时间常数短, 我们可称之为 (缓慢移动的) 稳定状态。

近稳定态广义“过剩”力 X_c 可由“弹性潜能函数” L 导出:

$$X_c = \frac{\partial L}{\partial \psi_c} \quad (2.50)$$

其中 ψ_c 是稳定状态的状态变量置换。(与方程 2.5 比较)

术语“生态缓冲能力”来自 β (且与逆驱动变量灵敏度的概念有关)。 β 可设想为系统的硬度系数或弹性模数。

生态建模正向包括越来越多的约束发展。前景是限制可能模型的数目以利于生态学可靠模型的选择, 并把尽可能多的生态学真实性包括在模型之内。这个重要课题的进一步讨论将在第 9 章展开。

2.10 计算机和生态建模

假定表 2.16 的对话说明湖泊管理场合下运行的一个专家系统的意见。

表 2.16 计算机(“C”)和你(“Y”)之间的一次假设的对话

C: 湖泊是富营养的吗?

Y: 是的。

C: 哪一种营养物是限制因子?

Y: P (磷)。

C: 来自支流的 P 负荷 $> 1 \text{ g/m}^2/\text{y}$ 吗?

Y: 不。

C: 富营养化会是沉淀物释放 P 引起的吗?

Y: 是的。

C: 试用下列测量之一来拟合问题:

—沉积物去除

—下层湖水交换

—加氧化铝

C: 让我们诊断下一个问题

为了进一步扩展意见, 让我们假定对最后问题的回答是否定的, 计算机回答:

C: 对不起, 我不能诊断这个问题,

如果你有建议, 把它打印在这里,

如果你打印: 内部再循环。

计算机可能促使你打印一个问题, 对“内部再循环”的回答是“YES”, 对“沉积物 P”释放是“NO”。

下一次, 这种对话发生在你和专家系统之间, 计算机可能不容易中止。系统通过加入信息到其知识库而学习。

在这点上知识不仅意味着事实, 而且还包括这些事实之间的关系。易于处理事实、逻辑关系、控制事实之间相互关系规律的软件, 过去十来年已出现。编程语言如 Prolog, LISP 和 Logo, 与典型的程序语言 Pascal, FORTRAN 和 PL/I 比较具有十分不同的结构, 它们较适应于处理这个问题, 它们可以自行扩展, 它们根据形式逻辑而不是算法。专家系统的中心组份是数据库。在生态学专家系统中, 数据库含有与生态系统有关的数字

和符号事实，有关生物学、化学和物理学（如水文学）结构的知识，及系统中的相互关系。

围绕数据库的软件系统如：

—数据库管理系统（DBMS），包括如：询问语言、更新程序、展开表程序和编辑。

—显示软件包，如制图和报告生成用的软件包：

—统计软件包，

—模拟语言，包括参数估计，系统识别和优化的工具。

合在一起，可称之为“模拟环境”（图 2.38）。

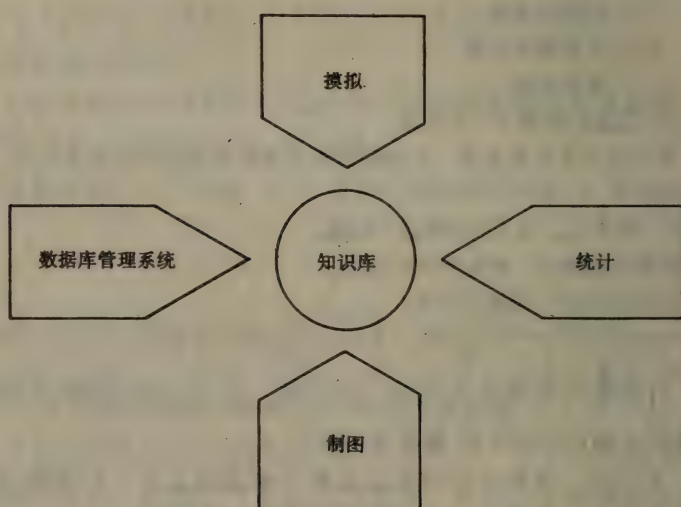


图 2.38 模拟环境

传统上，数据库，模拟——以及统计的和制图的——已在主机（大计算机）上执行，但自从 1980 年微型计算机技术革命以来，已有可能在模拟环境中用这些非常便宜而有力的工具。较小的系统可独立地用作个人计算机（PC），用作相互连接的单元（例如小的局部区域网络（SAN 和 LAN））或连到宿主或宿主网络（城市和广泛地区网络，MAN 和 WAN）的智能工作站。目

前微机的内存和外存给数据库大小造成一定限制，它们的速度使它们不大适合大规模的模拟。把微机连到主机上，这些问题就可以解决，数据和模型可能被生态专家团体分享。虽然前节所述的专家系统在生态学家中还很少，但正在其他领域涌现，例如医学、自然科学、法律、心理学等。除此之外，如果你用“生态学家”代替“知识库”、“模拟环境”的概念（图 2.38）还是适用的。

在模拟软件的组份之中，模拟语言和统计可能是最广泛地在生态系统所用计算机上执行的。生态学家所用模拟语言的目的在于促进计算机执行生态系统的结构概念。模拟语言应通过操纵与建模过程无关的例行管理程序来减轻建模者的负担。例如，如果一个生态系统可设想为以时间作为唯一独立变量的连续系统，则模拟语言应注意这样一些过程，如时间的积分、多次运行管理，把模型方程排成尽可能不矛盾的序，进行添改，或对离散的时间系列数据修匀等等，并且提供合适的输出，例如表格和图。

湖泊模型程序的例子如表 2.17 所示。模型本身在说明 2.1 中进一步说明。

表 2.17 描述标准模型例子的 CSMP 程序。改变语句的次序
(除了 END、STOP、ENDJOB) 不会影响结果

```

DPS=(PIN-PS)*Q/V-(MU-R-Q/V)*PA
DPA=(MU-R-Q/V)*PA
MU=PS/(K+PS)
S=Smax*(1+sin(0.008603*t))PARAM PIN=1.,V=1.E5,
  Smax=0.5,K=1.0,R=0.1,Q=0.01
PS=intgr1(0.0 DPS)
PA=INTGRL(1.0,DPA)
TIMER FINTIM=365
PRTPLT PA(PS)
END
STOP ENDJOB

```

表 2.18 总结了几种通用模拟语言的某些特征。

广义地说, 模拟语言分成连续和离散系统建模的工具。连续系统描述为常微分或偏微分方程组, 因此, 连续模拟语言的基本组份是积分程序。离散系统程序不仅提供差分方程解 (与连续系统所用算法几乎相同), 而且还提供事件定向程序, 包括执行流程、活动扫描、实体和属性。

早期典型的连续系统语言是 CSMP (来自 IBM) 和 DYNAMO, (波士顿, MIT 开发), 大多数现代的程序实际上都是这些语言的后裔。离散系统模拟语言的祖先如 GPSS 和 Simscript (各种来源的), 有现代的结合离散和连续的下一代 (例如来自 Zürich, ETH 的 COSY)。

几乎所有的模拟语言都为一个或多个分布函数提供随机数字发生器, 但只有少数几个能使这些函数的统计参数拟合于测得的或算得的数据, 并拟合于随机模型的许多重复 (Monte Carlo 模拟)。

对离散的模拟软件包, 主要开发了统计报表生成。不是用综合的软件, 模型的输出和输入可用提供方差分析、时间序列技术、相关和回归等选择的专业统计软件包更方便地进行分析。做到这点唯一需要的是模拟语言和统计软件之间要有准确无误、和灵活的接口, 以利于数据文件的交换。

对模拟和统计的这种区分的一个例外是噪声系统中的联机参数估计, 使用的方法如卡尔曼滤波、扩展的卡尔曼滤波, 和其他的递归技术等。在这种情况下, 运行期间观察值和预测值之间的离差反馈到模型, 而不是运行之间。目前用于这方面的现成软件好像还没有。

数据库接口涉及模型输入输出的检索和贮存。理想的模型语言应自动地在一个分配的数据库上寻找输入时间序列和参数, 在合并来自不同运行结果的库中贮存输出。另外, 子模型和其他结构信息, 也应在数据库和模型之间可以传递。这不是目前模拟语言很发达的特征。虽然, 加上一些编程努力, 有可能把第 4 代统

表 2.18 模拟语言特性，“+”表示发展得很好的特性，“-”没有该特性，“(+)”和“(-)”通常指一些编程努力是必要的，或者并不是语言的所有文本都提供该特性

语言特性	CSMP	DYNAMO	Simsript	GPSS	ACSL	SIMNON	COSY	GASP	DSL
连续系统	+	+	(+)	-	++	+	(+)	+	
离散系统(事件处理)	-	-	+	+	(+)	-	+	(+)	-
随机(Monte Carlo)	+	(+)	+	+	(+)	-	+	+	+
其他统计学	-	-	+	+	-	-	+	+	-
数据库接口	(-)	-	-	(+)	-	-	(+)	(+)	(-)
使用者可选择的数值方法	+	(-)	(-)	(-)	+	+	+	+	+
插入	(+)	-	-	-	(+)	-	+	+	(+)
平行(分选, 网络)	+	(+)	-	-	+	+	+	+	+
模块化(宏指令)	+	(+)	-	+	+	+	+	-	+
制图	+	-	-	-	+	+	+	+	+
相互作用	(+)	-	-	+	(+)	+	+	+	+
灵敏度分析	-	-	-	-	(+)	+	-	-	-
参数估计	(-)	-	-	-	(+)	(+)	+	(+)	+
移植性	(-)	-	-	-	-	(-)	(+)	+	-

计/数据库系统如 SAS (来自北加利福尼亚的 SAS 学院) 同一些现有的模拟软件联接起来。

数值方法, 如连续模拟语言中的积分方法, 都可由一些系统中的用户选择。CSMP 提出 5 个机内的积分方法加上一个由用户提供的。IBM 的 DSMP 的现代后裔 DSL 提供 p 种积分方法, 其中二个处理硬性系统。“硬”一般意指模型有各种不同数量级的时间常数, 或更正规地说, 特征值的实数部分的最大绝对值比最小值大得多。

在大的生态网络或空间分布系统中, 实际相互联接的节点数通常比理论上联接的最大数小得多。连通矩阵是“稀疏的”, 解模型方程的稀疏矩阵技术, 可使计算更为经济。虽然它很容易使用, 但目前模拟语言并不使用这种方法。

在模拟语言中, 偏微方程 (PDE) 通常是使除了时间之外的所有独立变量离散化来处理 (通常仅允许一个其他的变量)。PDE 转换成常微分方程组 (分室模型)。这种工作适合于抛物型方程, 例如扩散方程, 但对双曲型和椭圆型方程, 还是一个挑战。有限元素法可能在将来通用模拟语言中得到应用。

查表格, 插入和修匀是另一个重要的问题。所有的连续模拟语言提供一个变量的线性插入, 一些涉及多个变量, 通过基础函数扩展 (如样条函数)。如果表值很密, 可估计梯度, 这是一个吸引人的参数估计方法 (见 Mejer 和 Jørgensen, 1981)。

连续系统模拟语言的一个共同特征是语句的内在排列成为可能不矛盾的序列。违反这种可能性, 称之为代数环, 例如:

$$A = B,$$

$$B = C,$$

$$C = A,$$

离散系统中语句整检的对应物是网络中的平行。

模块化, 大多数现代高水平语言中的普遍特性, 可在模拟语言中找到: 包括文件、过程、宏指令及具有或不具有程序库维持和等级系统嵌套的子模型。

生态模型输出的量往往是巨大的和图形直观的，而不一定是表格。不必作为模拟语言的综合部分，如统计、制图，通过建模系统和其环境之间的接口即可利用。进一步的发展可能包括图形输入及输出：对偶然使用者或仅有一点甚至没有编程经验的建模者来说，概念模型（不论用方框或箭头写出的，还是作为更形式化的图像语言如 Odum 或 Forrester 的符号），都可成为人和机器之间相互作用方式中可能的模型规范。

对没有经验的使用者的另一个帮助是提供选择和数据进入的菜单。毫无疑问，将来的模拟语言将向微机的许多使用者之友“弹性”软件包学习，如展开表程序，Lotus 1-2-3 等。

灵敏度分析和参数估计（调节模型参数直到模型的和观察的数据之间的一些不吻合的测量达到一个可接受的低水平）通常包括模型的多次运行（上面提及的递归技术除外）。虽然多次运行在模拟语言中是普遍的，但只有少数提供容易使用的估计技术。这里重要点是执行根据前次计算的剩余值在参数空间移动的策略。

表 2.18 提及的最后一个特点是可移植性。完全可移植的建模软件包通常只是 FORTRAN 子程序库，要由使用者修改。容易使用的语言大多数是相当依赖机器的。缺少的是对来自 60 年代旧标准的修正。希望模拟语言的标准将在不久的将来出现并被接受。

进一步发展的几点暗示，及满怀希望的愿望已经提到：递归的参数估计，稀疏矩阵技术，有限元素方法，图形输入，高度的相互作用，增强移植法，标准和数据库处理的一致性。

计算机技术将来方向的进展点方面：高速合成和识别正在走出实验室研究，它可能影响建模经验的相互作用。更重要的是从高水平编程语言向逻辑语言、人工智能和专家系统转变。生态模拟不会脱离知识库、统计学、先进的制图 (CAD)、展开表、优化、决策支持、联机取样、控制系统、计算机网络等。

微机的蓬勃发展一定会影响将来的生态模拟环境。具备更适

应的人-机相互作用、系统将是分布的，但同时又是更综合的。这里综合意指工作站和主机之间物理联接和围绕数据库系统软件组份的集合。除了硬件的发展之外，软件发展是一个非常费工的过程，人们正期待着一个进化而不是革命。

第2章习题

1. 一种酚的化合物在水中的溶解度是 100mg/l ，估计蓝鳃鱼的浓度因子和生物量因子。 5μ 的浮游植物的浓度因子又是多少？

2. 解释检验、校准和证实的重要性。

(周玉丽、陆健健译 张利权校)

3. 生态建模法

本章我们将评述与生态模型有关的过程的数学表达式。有些读者可能并不要求我们在本章中讲很多细节，而是希望把本章作为“生态过程数学公式手册”使用。

在 3.2 节将评述物理过程，即迁移过程，吸附作用，温度依赖和蒸发。依据 Fick 的第一和第二定律，迁移过程广泛应用于水生生态系统和空气土壤污染的迁移模型中，见第 7.2, 7.3, 7.8 和 7.9 节。吸附作用累积着沉积物、土壤污染，而且是许多富营养化模型、有毒物质分布模型和土壤污染模型中的一个组份，见第 7.4, 7.6 和 7.9 节。所有的过程都依赖于温度，温度常常被考虑为一种强制函数。因此在以后各章中所提到的许多模型都涉及到温度的依赖。蒸发的迁移过程主要应用于土壤污染和谷物生产的模型中，见第 7.9 节。

化学过程发生于所有的生态系统中，是广泛应用于有毒物质模型中的一种过程，见第 7.6 节。

生物过程是大多数生态模型的重要组成部分。光合作用模型用于富营养化模型、湿地模型和谷物生产模型，见第 7.4, 7.5 和 7.9 节。大多数情况下生物过程可以用一大类数学表达式来描述，如表 3.7 所示。至于选择哪一种过程，则取决于建模的各种不同情况。一般说来，生长是第 6 章和第 7 章中重要组成部分，而浮游动物的摄食主要应用于富营养化模型中，见 7.4 节。第 9 章中进一步讨论适应问题。

3.1 单位过程在生态建模中的应用

正如第一章中所强调的，以自然科学为基础的模型的一个特

征是模型中包括着实际出现于被建模生态系统中的一些重要过程的描述。这意味着需要对过程作定量描述。流率由驱动力或张力确定，这两个变量关于时间的积分看作状态变量，确定系统的状态。大多数情况下，生态学所关注的仅仅是流量的时间积分。

我们可以用欧姆定律来说明此概念：

$$i = dQ / dt = R \times \Delta V$$

这里 V 是张力， i 是流量或电流。根据欧姆定律，它们是成比例的。在这情况下，状态变量将是电荷。因为

$$Q = \int_1^2 i dt$$

化学和生物学过程原则上也能包括在这一框架中，只是对物理过程，使用它更为明显。对化学过程，张力将是化学的亲合力，电流是反应速率，状态变量是浓度。

污染问题是由于将物质和能量人为地传递到生态系统而引起的。传递和迁移过程具有物理的性质，因此它们的定量描述必须以物理学为依据。

生态系统中组成物的浓度和对生物群落效应之间的关系常常是用生物学过程来描述的。

在环境中许多组成物进行着化学反应，如氧化作用、光分解作用、水分解作用、还原反应、酸-碱反应等等，这意味着生态模型中必定包含着化学过程的描述。

生物过程是生态模型中显而易见的组份，如生长、捕食、死亡率、迁入、迁出以及各种物质对生物群落的生化效应等等。

使用过程方程来构造生态模型可用概念化框图来说明，对于一个简单模型，见图 3.1。

A 和 B 是状态变量，可用生物地化模型中的浓度单位表示，例如 mg/l 或种群模型中每平方米或每平方公里的数目的单位。图中箭头(1)~(6)指明了过程。图 3.1 概念化模型的动态模型可用下述质量守恒原理来立出公式：

$$\text{积累} = \text{输入} - \text{输出}$$

即

$$\begin{aligned} dA/dt &= \text{过程(1)} - \text{过程(2)} + \text{过程(3)} - \text{过程(4)} \\ dB/dt &= \text{过程(4)} - \text{过程(6)} - \text{过程(5)} \end{aligned} \quad (3.1)$$

可见，对于这些过程寻找好的公式是很关键的，因为数学公式包含过程方程。令

$$dA/dt = dB/dt = 0 \quad (3.2)$$

就构成静态方程。利用这些方程去找寻稳定状态情况下的 A 和 B ，因为某些正常过程将依赖于 A 和 B 。当然，稳定状态模型可以不考虑每日变化或季节变化，但是它表示一种静态状况或一个平均状况，见第 2.3 节。

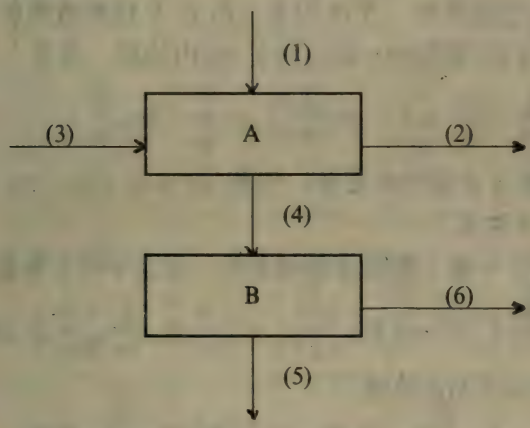


图 3.1 由 2 个状态变量 A 和 B 组成的简单模型的概念图。

从原则上讲，生态系统模型和生态过程模型之间没有什么区别，这些生态过程被用作生态模型的组份。生态过程可以详细描述也可以简略描述。对于生态系统模型，后者需要的资料比前者少。因此本章所给出的各种物理、化学、生物过程的概述包括某些过程的替换方程。这一点对于生物过程来说是较明显的，这并不奇怪，而对于物理和化学过程来说常常就是一个问题了，因为不知道在模型中一共要包含多少过程？

因此一个生态模型的构造不只是有关过程方程的配置问题，而是必须实现适合于问题、生态系统及资料的方程选择。

3.2 物理过程

3.2.1 迁移过程

表 3.1 列出了一些具有生态学意义的物理迁移过程。

扩散是自然界中最基本的过程之一，并在分子水平上说明所发生的大部分迁移。扩散相可以是气体、固体或液体。而散布相大多数常常是液体或气体。

扩散遵循的基本关系式称为 Fick 第一定律（见表 3.1）。

考虑通过流体的一个体积单元沿着 X 轴扩散的扩散相的物质平衡，我们有累积物 = 输入物质 - 输出物质，或者

$$\frac{1}{dA} \frac{\partial m}{\partial t} = \left(-D_m \frac{\partial c}{\partial x} \right)_1 - \left(-D_m \frac{\partial c}{\partial x} \right)_2 \quad (3.3)$$

其中 m 是所考虑成分的质量，面积 $dA = dy \times dz$ ， D_m 是分子扩散系数， c 是浓度。

因为两个平面上的梯度是相关的，所以下列方程是有效的：

$$\left(-D_m \frac{\partial c}{\partial x} \right)_2 = - \left(D_m \frac{\partial c}{\partial x} \right)_1 + \left(-D_m \frac{\partial}{\partial x} \left(\frac{\partial c}{\partial x} \right) dx \right) \quad (3.4)$$

以(3.4)式代入(3.3)式得到：

$$\frac{1}{dA} \cdot \frac{1}{dx} \frac{\partial m}{\partial t} = \frac{\partial c}{\partial t} = D_m \frac{\partial}{\partial x} \left(\frac{\partial c}{\partial x} \right) = D_m \frac{\partial^2 c}{\partial x^2} \quad (3.5)$$

此方程叫做 Fick 第二定律。

对于一般的三维情况，方程可写成：

$$\frac{\partial c}{\partial t} = D_m \left(\frac{\partial^2 c}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 c}{\partial y^2} + \frac{\partial^2 c}{\partial z^2} \right) = D_m \nabla^2 c \quad (3.6)$$

当平流和扩散两者同时出现时，这两种现象的作用是相加的，我们得到：

$$\frac{\partial c}{\partial t} + U_k \frac{\partial c}{\partial x} = D_m \nabla^2 c \quad (3.7)$$

其中

表 3.1 迁移过程

过 程	张 力	电流或流量	状态变量	方 程
水力的或风力的	压力 (P) N/m^2	流 量 (Q) m^3/s	体 积 (V) m^3	$Q = \frac{dV}{dt} = K \cdot \Delta P$ (Poiseville's 定律)
热 状 况	温 度 (T) C°	热流量 (q) $J/m^2 \cdot s$	能 量 U	$q = -\lambda \nabla T$ (Fourier's 定律)
扩 散	浓度梯度 gm^{-4}	物质流量 (N) $g/m^2 \cdot s$	浓 度 (g/m^3)	$N = -D_m \cdot \frac{\partial c}{\partial x}$ (Fick's 定律)
土壤中的水流	液压梯度 $\left(\frac{dh}{dx}\right)m^2$	水流量 (Q) m^3/s	浓 度 (m^3/m^3)	$Q = K \cdot \frac{dh}{dx}$ (Darcy's 定律)
气体转移	浓度梯度 gm^{-4}	物质流量 (N) $g/m^2 \cdot s$	浓 度	$N = K \cdot \Delta c$

* 也可用克分子 m^{-4} 。

$U_k = \text{流率}$

$\nabla^2 = \text{算子, 见方程 (3.6)}$

此关系的一般形式即使在有湍流时也是正确的 (一维情况):

$$\frac{\partial c}{\partial t} + (\bar{U} + U_t) \frac{\partial c}{\partial x} = D_m \frac{\partial^2 c}{\partial x^2} \quad (3.8)$$

其中

\bar{U} = 瞬时平均速度, U_t = 湍流速度变化。

对典型的环境情况, 修改方程 (3.7), 使平流项用速度 U 的截面平均来代替, 由速度的横向分布所引起的可能效应包含于扩散项中:

$$\frac{\partial c}{\partial t} + U \frac{\partial c}{\partial x} = E \frac{\partial^2 c}{\partial x^2} \quad (3.9)$$

其中 c = 截面平均浓度, U = 速度的截面平均, E = 纵向散布系数, 包括湍流的扩散系数。

(3.9)式是许多流体动力学模型所用的基本方程, 见第 7.3 节。

分子扩散系数与绝对温度成正比, 与扩散相的分子重量和散布相的粘滞度成反比。

表 3.2 指出了各种环境下的扩散和散布系数的特性。

方程(3.9)可以推广到包括化学反应、源点和汇点(见第 7 章)。

表 3.2 各种环境下的扩散和散布系数特性

环 境	扩散系数 cm^2s^{-1}
沉积物和土壤中的离子溶质	$7 \cdot 10^{-9} \sim 7 \cdot 10^{-6}$
水中离子(热扩散)	$5 \cdot 10^{-9} \sim 8 \cdot 10^{-7}$
水中高分子重量成分	$10^{-7} \sim 2 \cdot 10^{-6}$
水中盐和气体的分子扩散	$8 \cdot 10^{-6} \sim 10^{-4}$
湍流扩散(垂直的)	$10^{-2} \sim 2$

描述流从一个相到另一个相的迁移过程也是环境所关注的一个重要过程。挥发可以用所谓的双膜理论来描述。

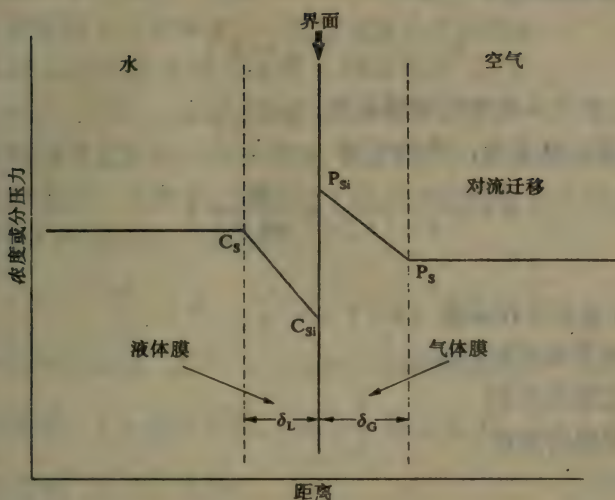


图 3.2 从水体表面挥发的双膜模型。

图 3.2 解释了物质迁移的双膜模型的主要特征，它一般应用于化学工程。假定水相经很好混合，使得任何易挥发的化合物除了在界面附近外都处于均匀浓度 C_s 。厚度为 δ_L 的一个静止的液体膜把水相壁与界面分离。易挥发成分通过这层膜的运动是由扩散引起。通过此膜浓度由 C_s 降为 C_{si} ， si 成分迁移过此膜的速率 N_s 为：

$$N_s = K_L(C_s - C_{si}) \quad (3.10)$$

其中 K_L 是液体膜物质转移系数(mh^{-1})。

在空气一边存在一个厚度为 δ_G 的停滞的气体膜。空气一边的分压力 P_{si} 与 C_{si} (在界面的水的一边的克分子浓度) 的关系遵循亨利定律: (X_{si} 克分子数)

$$P_{si} = H_c C_{si} = H \cdot X_{si} \quad (3.11)$$

其中 H_c 和 H 是亨利定律中的常数，以 M 或克分子的分率单位表示。 H_c 和 H 之间的关系是：

$$H_c = H \times 18 / 100 = 1.8 \cdot 10^{-3} H \quad (3.12)$$

通过气体膜的迁移 N_s 是

$$N_s = \frac{K_g^s}{RT} (P_{si} - P_s) \quad (3.13)$$

其中 K_g^s 是气体膜物质转移系数 (mh^{-1})。

连接这些方程, 我们可得

$$K_g^s = \frac{A}{V} \left(\frac{1}{K_L} + \frac{RT}{H^s K_g^s} \right)^{-1} \quad (3.14)$$

其中

K_g^s 是总转移系数 (h^{-1})

A 是界面面积 (m^2)

V 是液体体积

T 是绝对温度

我们假设

$$K_L = \frac{D}{\delta_L} \quad (3.15)$$

其中 D 是分子扩散系数。类似地

$$K_g = \frac{D}{\delta_g} \quad (3.16)$$

已经证明, 如果分子是球状的, 那么解中的分子扩散系数与分子直径 d 成反比, 从而有

$$\frac{K_g^s}{K_g^o} = \frac{D^s}{D^o} = \frac{d^o}{d^s} \quad (3.17)$$

其中 S 表示所考虑的成分, O 是氧, d^o 是 2.98\AA 。

如果成分的扩散系数或分子直径数无法得到, 那么分子直径可以从临界体积 V_c 估计出来, 因为

$$\frac{\pi d^3}{6} = \frac{V_c}{2N} \quad \text{或} \quad \frac{V_c}{3N} \quad (3.18)$$

其中 N 是阿伏伽德罗数。

H^s 可以根据溶解度和蒸汽压来估计:

$$H^s = \frac{P^s}{P_{wo}} \quad (3.19)$$

其中 P^S 是以纯形式的 S 的蒸汽压, S_{wo} 是水中的溶解度。当所考虑成分的数据不可得到时, 可利用有关成分的数据。

已有好几位作者发展了这种过程的理论 (Liss et al., 1974; MacKay et al., 1976; and Smith et al., 1977)。

用同样的考虑描述复氧的情况 (见 7.2 节)。流量可方便地用浓度单位表示, 但是在这种情况下只有液体膜阻力是重要的, 这意味着我们可建立如下的方程:

$$\frac{dc}{dt} = K_L \cdot \frac{A}{V} (C_S - C) \quad (3.20)$$

其中 C = 水中氧浓度, C_S = 水中饱和状态时的氧浓度, A = 表面或界面的面积, V = 液体体积。因为 $\frac{V}{A}$ 是深度 H , $C_S - C$ 是亏氧 $-D$, 由方程 (3.20) 可得:

$$\frac{dC}{dt} = -\frac{K_L}{H} \cdot D \quad (3.21)$$

$\frac{K_L}{H}$ 叫做复氧系数 K_a , 表 7.2 列出了估计 K_a 的可用的经验方法的综述。

3.3 吸附作用

组成成分在悬浮物、沉积物和生物群落上的吸附作用是环境方面一个有意义的过程。

可得的数据可能拟合 Langmuir 或 Freundlich 的吸附等温线:

$$S_s = \frac{D \cdot C_w}{K_m + C_w} \quad (\text{Langmuir 吸附等温线}) \quad (3.22)$$

$$S_s = K \cdot C_w^n \quad (\text{Freundlich 吸附等温线}) \quad (3.23)$$

其中 S_s 是所考虑成分被每克吸着剂吸附的重量, C_w 是一升或一毫升溶液的重量, D 、 K 、 K_m 以及 n 是常数。在低基质浓度,

n 常接近于 1, 而 K 成为分配系数。

在少数实例研究中, Simth 等人 (1977) 证明了对于给定的吸附剂, 分配系数的对数和溶解度的对数线性相关 (见图 3.3)。虽然此关系一般来说似乎是正确的, 但是对于经过离子交换过程相互作用的化合物很可能不符合这个图。

吸附过程对于建立非点源污染模型、对于在水生生态系统中建立有毒物质分布模型、对于营养物或有毒物质在沉积物与水之间的交换作用的定量描述以及建立土壤污染模型都是极为重要的。上述所有模型将在第 7 章中讨论。

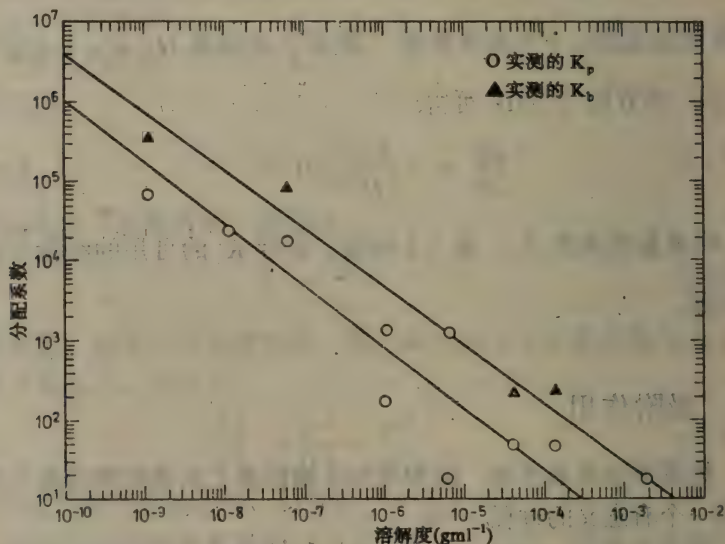


图3.3 关于Coyt Creek小港沉积物 (K_p) 和细菌的混合种群 (K_b) 的溶解度与分配系数的函数关系。

在大多数情况下, 吸附过程是很快的, 几分钟或最多几小时便达到平衡。这意味着在模型中使用天为时间步, 应用上面所提及的平衡项来描述过程是完全足够了。如果需要包括吸附过程的速率, 可以使用一阶表达式:

$$\frac{dS_s}{dt} = K (S_e - S_s) \quad (3.24)$$

其中 S_e 是处于平衡的 S_s 。

吸附作用不仅包括吸附的物理过程，也包括一些称之为化学吸附的化学过程。这里，机制是较复杂的，但是在许多场合使用同样的基本描述是可能的。

3.3.1 温度制约

把流率与动力联系起来的表达式中的常数(见表 5.1)依赖于温度，流率以同样方式依赖于温度。

温度与扩散系数之间的关系用所谓的 Stokes-Einstein 方程表达：

$$D = \frac{\kappa \cdot T}{6\pi\eta r} \quad (3.25)$$

其中

T 是绝对温度(K)， η 是粘滞度， κ 是常数（与温度无关）， r 是分子的半径。

粘滞度又依赖于温度。液体粘度对温度的典型依赖关系可写成：

$$\eta = A \exp \left(\frac{\Delta E}{RT} \right) \quad (3.26)$$

其中 A 是常数， E 是在水流动过程出现之前必须克服的能障。

复氧系数 K_a 应该包括扩散系数，因此同样有一个如方程 (3.25) 和 (3.26) 所表达的温度依赖性。然而实际上可用下述形式的经验表达式(见第 7.2 节)：

$$K_{a,t} = K_{a,20} \cdot V^{(t-20)} \quad (3.27)$$

其中 V 是常数。

化学反应速率 R 也依赖于温度：

$$R = A \exp \left(\frac{-E_a}{RT} \right) \quad (3.28)$$

其中 A 是常数， E_a 是活化能。

而对于较窄的温度范围, 可以用近似式(与式(3.27)比较):

$$R_t = R_{t_0} \cdot \theta^{(t-t_0)} \quad (3.29)$$

θ 是常数。另一个使用所谓 Q_{10} 值的近似式定义为:

$$R_t = R_{t-10} \cdot Q_{10} \quad (3.30)$$

因为对许多化学和生化反应来说, Q_{10} 的量级是 2.0, 可见本章后面关于生物过程中 Q_{10} 的讨论。

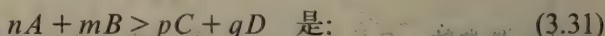
3.3.2 蒸发

在水生生态模型中包括水平衡的方程常常是很重要的。这意味着需要蒸发的方程。从自由水表面的蒸发依赖于气候条件, 有关它的时间或温度的函数的表格可以在文献中找到。它由于植被的存在而减少, 这将在第 7.9 节中讨论。

3.4 化学过程

化学过程的反应速率一般能用一个 n 阶微分方程来描述, 其中反应阶数 m 依赖于化学反应的性质。

反应阶数是反应率方程中的指数之和。对于此过程, 通常应用的一个简单方程是:

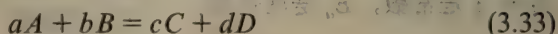


$$\text{过程率} = K \cdot [A]^n \cdot [B]^m \quad (3.32)$$

其中 K 是常数。可见反应阶数是 $n+m$ 。 A 和 B 是用克分子 l^{-1} 表示的浓度。

然而许多反应能被描述为一级反应, 包括碎屑或浮游植物的沉淀, 光分解作用 (见下面), 甚至包括有机物的生化降解。一级反应广泛应用于第 7 章的模型中。

与生态模型的时间步相比, 许多化学过程是极其迅速的。对于这种过程, 如要包含在生态模型中, 应该使用平衡表达式。对于过程



可以用下述方程来描述它的平衡:

$$\frac{[C]^c[D]^d}{[A]^a[B]^b} = K_m \quad (3.34)$$

其中 K_m 是平衡常数。

下面给出生态模型所关注的化学过程的概述, 并指出, 哪种类型的方法通常可应用于环境管理模型。

3.4.1 化学氧化作用

有机物甚至无机化合物的化学氧化作用在某些环境条件下可能是很重要的。在大多数情况中, 一级反应格式看来可给出这种过程的可接受的精确描述。

3.4.2 光分解作用

光化学转化对许多毒性成分是一种重要过程 (见 Wolfe et al., 1975 and Zepp et al., 1977)。化学品的光吸收率 I_A 由下式确定:

$$I_A = \varepsilon I_\lambda [S] = K_a [S] \quad (3.35)$$

其中 S 是化学品的浓度, ε 是克分子的消光系数, I_λ 是入射光强度, $K_a = \varepsilon \cdot I_\lambda$ 。以量子产额 ϕ 乘 I_A , ϕ 是吸收光转变为化学能的效率, 我们可得到直接光分解率:

$$-\frac{d[S]}{dt} = K_a \cdot \phi \cdot [S] = K_p \cdot [S] \quad (3.36)$$

其中 $K_p = K_a \cdot \phi$ 。

如已指出, 光化学转化是一级反应, 其中 K_p 依赖于入射光的强度。Zepp 等人 (1977) 说明, 由于 I_λ 的变动, 光分解作用的半衰期如何随季节而变化。1976 年 Wolfe 等人提出并在实验室用实验测定, 并根据这些值, $K_p = f(I_\lambda)$ 可以作为时间、日期、季节和纬度的函数来计算。

3.4.3 水解作用

有机成分的水解作用通常导致产生 HO 组:



水解率能表达为

$$R_h = k_h[S] = k_B[OH^-][S] + k_A[H^+][S] + k_N[H_2O][S] \quad (3.38)$$

其中 k_h , k_B , k_A 和 k_N 都是率常数。

只有极少数作为 pH 函数的 k_h 数据是可用的。而 Wolfe 等人 (1977) 给出了甲氧滴滴涕和 DDT 的动力学数据, 其他数据可在 Wolfe 等人的著作 (1976) 中找到。

3.4.4 离子化、络合和沉淀

这些过程都是很快的, 因此通过应用平衡表达式可以包含在模型中。质量方程常数常能在包含这些数据的许多手册中找到。

表 3.3 金属的溶解度 (ppb) (Brooks et al., 1968)

硫化物	K_{sp} (溶解度积)	在无 S^{2-} 水中 金属溶解度 (ppb)
CdS	3.6×10^{-29}	8×10^{-4}
CoS	3.0×10^{-26}	0.1
CuS	8.5×10^{-45}	6×10^{-12}
FeS	3.7×10^{-19}	39
NiS	1.4×10^{-24}	0.08
ZnS	1.2×10^{-22}	0.3

表 3.4 水中络合物的稳定常数(-pK) (Zitko et al., 1976)

阳离子	甘氨酸	三磷酸腺苷 ATPG	谷胱甘肽	醋酸
Ca^{2+}	1.31	3.60		0.39
Mg^{2+}	3.44	4.00		0.28
Zn^{2+}	5.52	4.85	8.30	1.57
Cd^{2+}	4.80		10.50	1.70
Cu^{2+}	8.62	6.13		2.24

由于氢氧化物的形成，重金属的沉淀作用在水中都有一个低溶解度。表 3.3 给出了某些重金属的溶解度。然而，在许多生态模型中，尽管沉淀过程能用平衡式描述，但用平衡表达式形成的悬浮物质沉淀可以描述为一级反应。

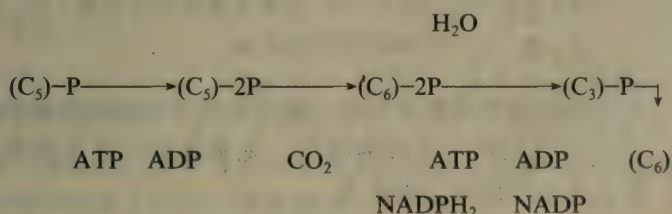
重金属络合物的结构具有相同的环境意义，因为有毒的重金属作用在大多数情况下是与自由离子有关的。表 3.4 列出了一些有环境意义的重金属络合物的稳定常数。

3.5 光合作用

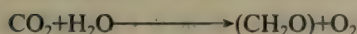
光合作用过程可以分成独立的反应系统，光吸收能的生产系统（通称光反应），二氧化碳固定的还原系统（通称暗反应）。

光反应是将太阳光能经过两种主要的光化学的途径转化成两种生物化学能源 ATP 和 NADPH_2 。光子的吸收激发叶绿素电子提高到较高的能量水平，然后通过循环的光合磷酸化或者通过非循环的光合磷酸化被利用。

暗反应是利用生物化学能源 ATP 和 NADPH_2 将二氧化碳还原成有机碳。 CO_2 与核酮糖 1.5-二磷酸结合并形成两个分子的 3-磷酸甘油酸，它形成一个分子的果糖 1.6-二磷酸。上面所有的反应可简写为



或者扼要地写成:



辐射能

很明显，光合作用包括两组外部限制因素，能量和无机元素 (CO_2) 的可利用性，这两要素控制着光反应和暗反应的速率。另外，也涉及到内部限制因素，因为提供有机物合成所必需的元素涉及到迁移机制。除此之外，有机体适应环境条件的变化需要时间，例如，改变辐射强度，那么必要元素 (C , P , H_2O , S 等) 的内部库和“反应工具” (酶，迁移机制，呼吸水平，叶面积指数，繁殖阶段等等) 将限制光合作用，图 3.4。

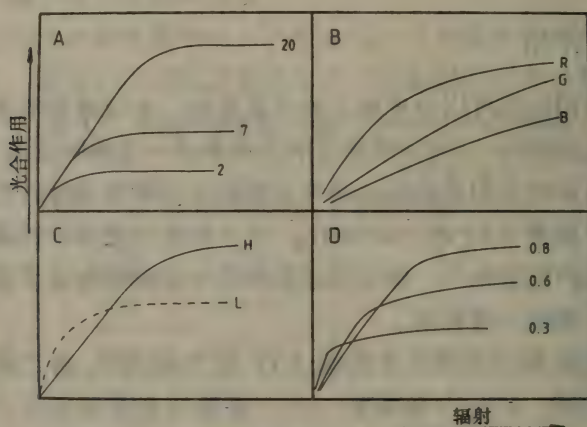


图 3.4 作为辐射能函数的光合作用率。

A: 不同温度下 ($^{\circ}\text{C}$)。B: 不同的颜色区间: R =红色, B =蓝色, G =绿色, C: 两种光强度的适应期, H =高, L =低, D: 不同的叶面积指数期。

光合作用的普通数学描述一般都包括光和必需元素依赖的耦合，所以可以当作一个经验模型。如果在适应性上没有什么变化，那么光合作用可以引述为

$$\text{PHOTO} = k \cdot f \quad (\text{限制因素的最大需要量}) \quad (3.39)$$

其中 PHOTO 是光合作用，测定为 CO_2 的吸收、 O_2 的产生、有机能的增加以及类似的单位， $f(x)$ 代表最大必需元素的最适产量，外部的以及内部的。图 3.4 给出了一些基本实验结果说明

不同类型的限制因素和适应性情况。

模型中使用的光合作用方程必定与总系统或子系统有关。在水生模型中通常使用数量统计的方程，例如处理一个或多个物种的平均地上生物量的方程。在单一种的数目较少的陆生生态系统中，种内适应起着重要作用。

在藻类种群中模型已有极大进展（可见第 7.4 节），其中光合作用的描述可能是对自然界模拟的最好尝试。因而这里引证一些例子。Chen 等人 1975 年考察 4 个外部因素，氮 (N)，磷酸盐 (P)，辐射强度 (I) 和温度 (T)，给出了一个米氏 (Michaelis-Menten) 表达式 (q. v.) 和最佳依赖温度 ($f(T)$) 的乘积。

$$\mu = \mu_{\max} \cdot f(T) \cdot I \frac{1}{I + k_i} \cdot N \frac{1}{1 + k_n} \cdot P \frac{1}{1 + k_p} \quad (3.40)$$

其中 μ 是实际的单位光合作用， μ_{\max} 是最大的单位光合作用。

如果几个限制因素同时调节生长，那么在文献中提到相互作用因素的总效应的描述方法。最重要的描述方法概括如下：

1) 利用限制因素的最小值，见表 3.7. 1)，这是根据利比希最小定律。

2) 利用限制因素的乘积，例如见表 3.5. 5)。

3) 假定因素并联地作用，见表 3.5. 13)。

4) 利用限制因素的平均，见表 3.7. 在表 3.5 中给出了光合作用方程的评述。

Nyhol (1976) 和 Jørgensen (1976) 也考虑了内部因素。描述了磷和氮的库，它们在指数生长 (q. v.) 期间很容易得到。这里以磷酸盐限制的光合作用来显示此原理，它也可以用过程中所不可缺少的每个必需元素来描述。

$$\mu = \mu_{\max} \cdot \frac{k + CM - CA}{CM - CA} \cdot \frac{CI - CA}{k + CI - CA} \quad (3.41)$$

其中 CM 是最大的内部磷浓度， CA 是最小的内部磷浓度， CI 是实际的内部磷浓度。

使用此特殊表达式涉及到从外部吸收营养物的描述。

温度依赖 $f(T)$ 可用不同方式来描写。Chen 等人 1975 年给出了一个简单方程, 此方程不考虑最适温度

$$f(T) = k_{20} \cdot V^{(T-20)} \quad (3.42)$$

其中 V 通常取 1.0 到 1.2 之间的值。

生物系统中许多过程都有一个温度最适的问题, 一些模型都考虑了这一点, 例如 Jørgensen (1976)

$$f(T) = k_{opt} \cdot \exp\left(-2.3 \cdot \frac{T - T_{opt}}{15}\right) \quad (3.43)$$

其中 K_{opt} 是最适过程速率, T_{opt} 是相应的温度 (见表 4.4)。此方程假设温度依赖是关于最适值对称的。

已有不同类型的光函数被用到, 包括或不包括由于叶绿体中的光-氧化作用的光抑制。

对均质分布的生物量 (如浮游植物群落), Vollenweider (1965) 建立了辐射制约的公式

$$f(I) = \frac{I}{k_m \sqrt{1 + (I/k_m)^2}} \cdot \frac{1}{(\sqrt{1 + (aI)^2})^{k_2}} \quad (3.44)$$

其中 k_m 是光饱和值, I 是实际光强度, a 和 k_2 是常数。

表 3.5 光合作用方程
(见缩写目录)

1) Broqvist (1971)

$$\text{PHOTO} = \text{MY}(T) \cdot \text{PHYT} \cdot \min\left(\frac{I}{I(0)}, \frac{PS}{PS_0}, \frac{NS}{NS_0}\right)$$

2) Chen (1970) 和 Chen et al. (1975)

$$\text{PHOTO} = \text{MY}(T) \cdot \frac{I}{I + IK} \cdot \frac{NS}{KN + NS} \cdot \frac{PS}{KP + PS} \cdot \text{PHYT}$$

$$\text{MY}(T) = \text{MYMAX} \cdot f(T)$$

3) Parker (1972)

$$\text{PHOTO} = \text{MY}(T) \cdot I \cdot PS \cdot NS \cdot \text{PHYT}$$

4) Anderson (1973)

$$\text{PHOTO} = \text{MYMAX} \cdot \text{PHYT} \cdot (\text{PS} + \text{NS})$$

5) Dahl-Madsen et al. (1974)

$$\text{PHOTO} = \text{MY(T)} \cdot f(\text{I}) \cdot \frac{\text{PS}}{\text{KP} + \text{PS}} \cdot \frac{\text{NS}}{\text{KN} + \text{NS}} \cdot \frac{\text{CS}}{\text{KC} + \text{CS}}$$

$$\text{MY(T)} = \text{MYMAX} \cdot g(\text{T})$$

6) Jansson (1972)

$$\text{PHOTO} = \text{MY} \cdot \text{PHYT} \cdot \text{PS} \cdot \text{I} \cdot \text{T}$$

7) Lassen et al. (1972)

$$\text{PHOTO} = \text{MY} \cdot \text{PHYT} \cdot f(\text{PS}) \cdot \text{FD} \cdot f(\text{I})$$

8) Patten et al. (1975)

$$\text{PHOTO} = \text{MY} \cdot \text{PHYT} \cdot f(\text{I}) \cdot \frac{f(\text{NS}) \cdot f(\text{PS}) \cdot f(\text{CS})}{3}$$

9) Larsen et al. (1974)

$$\text{PHOTO} = \text{MY} \cdot \text{PHYT} \cdot \min(f(\text{I}), f(\text{PS}), f(\text{NS}))$$

$$f(\text{I}) = \frac{F_{\max} \cdot R(t)}{\text{IK} \cdot R(t)}$$

$F(\text{PS})$ 和 $f(\text{NS})$ 的相应的方程

10) Sierman et al. (1974)

$$\text{UP} = \text{UPMAX} \left(\frac{1}{1 + \text{PKI PA}} - \frac{1}{1 + \text{PKI PS}} \right)$$

11) Gargas (1976)

$$\text{MY} = \text{MYMAX} \cdot f(\text{I}) \cdot f(\text{PS}) \cdot f(\text{NS}) \cdot f(\text{T}) \cdot \text{FD} \cdot \text{FAC}$$

12) Cloern (1978)

$$\text{PHOTO} = \text{MY(T)} \cdot \frac{\text{I}}{\text{I}_{\text{OP}}(\text{T})} \cdot \exp \left(1 - \frac{\text{I}}{\text{I}_{\text{OP}}(\text{T})} \right) \cdot f(\text{PA}) \cdot f(\text{NA})$$

$$\text{MY(T)} = 0.02 \cdot \exp(0.17 \text{ T})$$

$$\text{I}_{\text{OP}}(\text{T}) = 0.06 \cdot \exp(0.22 \text{ T})$$

$$f(\text{PA}) = \frac{\text{PAP}}{\text{PAP} - \text{PAMIN}}, \text{PAP} = \frac{\text{PA}}{\text{PHYT}}$$

$$f(\text{NA}) = \frac{\text{NAP}}{\text{NAP} - \text{NAMIN}}, \quad \text{NAP} = \frac{\text{NA}}{\text{PHYT}}$$

$$\text{UP} = \text{UPMAX} \cdot \frac{\text{PS}}{\text{KP} + \text{PS}}$$

$$\text{UN} = \text{UNMAX} \cdot \frac{\text{NS}}{\text{KN} + \text{NS}}$$

13) Nyholm (1978)

$$\text{PHOTO} = \text{MY} \cdot f(\text{I}) \cdot f(\text{NA}, \text{PA})$$

$$f(\text{NA}, \text{PA}) = \frac{2}{\frac{1}{f(\text{PA})} + \frac{1}{f(\text{NA})}} \quad (\text{也可见 Bloomfield et al. (1974)})$$

$$f(\text{PA}) = \frac{\text{KPA} + \text{PAMAX} - \text{PAMIN}}{\text{PAMAX} - \text{PAMIN}}$$

$$\frac{\text{PA}}{\text{PHYT}} - \text{PAMIN}$$

$$\text{KPA} + \frac{\text{PA}}{\text{PHYT}} - \text{PAMIN}$$

$$f(\text{PN}) = \frac{\frac{\text{NA}}{\text{PHYT}} - \text{NAMIN}}{\text{NAMAX} - \text{NAMIN}}$$

营养物的过量供应

$$\frac{d\text{PS}}{dt} = \text{PAMAX} \cdot \frac{d\text{PHYT}}{dT}$$

$$\frac{d\text{NS}}{dt} = \text{NAMAX} \cdot \frac{d\text{PHYT}}{dT}$$

$$\text{UP} = \text{MY} \cdot \text{PAMAX}$$

$$\text{UN} = \text{MY} \cdot \text{NAMAX}$$

限制条件

UP 和 UN 等于供应

14) Jørgensen (1976)

$$\text{PHOTO} = \text{MYMAX} \cdot f(\text{T}) \cdot f(\text{PA}) \cdot f(\text{NA}) \cdot f(\text{CA})$$

$$f(\text{PA}) = \frac{\text{PA} - \text{PAMIN} \cdot \text{PHYT}}{\text{PA}}$$

$$f(\text{NA}) = \frac{\text{NA} - \text{NAMIN} \cdot \text{PHYT}}{\text{NA}}$$

$$f(\text{CA}) = \frac{\text{CA} - \text{CAMIN} \cdot \text{PHYT}}{\text{CA}}$$

$$\text{UC} = f(\text{I}) \cdot \text{UCMAX} \cdot \frac{\text{CAMAX} \cdot \text{PHYT} - \text{CA}}{\text{CAMAX} \cdot \text{PHYT} - \text{CAMIN} \cdot \text{PHYT}} \cdot \text{PHYT} \cdot \frac{\text{CS}}{\text{KC} + \text{CS}}$$

$$\text{UP} = \text{UPMAX} \cdot \frac{\text{PAMAX} \cdot \text{PHYT} - \text{PA}}{\text{PAMAX} \cdot \text{PHYT} - \text{PAMIN} \cdot \text{PHYT}} \cdot \text{PHYT} \cdot \frac{\text{PS}}{\text{KP} + \text{PS}}$$

UN 类似

表 3.6 浮游动物牧食模型

(见缩写目录)

1) Dodson (1975)

$$\text{GRZ} = \text{K} \cdot \text{PHYT} \cdot \text{ZOO}$$

2) Steele (1974)

$$\text{GRZ} = \text{MYZ} \cdot \frac{\text{PHYT} - \text{KTR}}{\text{KZ} + \text{PHYT}} \cdot \text{ZOO}$$

$$\text{MYZ} = \text{MYZMAX} \cdot f(\text{T})$$

3) Walsh et al. (1971)

$$\text{GRZ} = g(\text{ZOO})(\text{PHYT} > \text{KTR})$$

$$\text{e.g. } g(\text{ZOO}) = \text{MYZ} \cdot \text{ZOO}$$

4) O'Brien et al. (1972)

$$\text{GRZ} = \text{ZOO} \cdot \text{MYZ}(1 - \exp(-D_p(\text{PHYT} > \text{KTR})))$$

$$\text{MYZ} = \text{MYZMAX} \cdot f(\text{T})$$

5) Lotka (1924)

$$\text{GRZ} = \text{MYZ} \cdot \left(1 - \frac{\text{ZOO}}{\text{CK}}\right) \cdot \text{ZOO}$$

6) Odum (1972)

$$GRZ = MYZ \cdot AV \cdot \left(1 - \frac{ZOO}{CK}\right) \cdot ZOO$$

AV 代表与食物可利用性有关的变量

$$AV = f(PHYT)f(OX)f(T)f(TOX)$$

7) Gargas (1976)

$$GRZ = \begin{cases} MYZ \cdot \frac{PHYT - KTR}{KZ + PHYT} \cdot ZOO & PHYT > KTR \\ MYZ \cdot \frac{PHYT}{ZOO} & PHYT < KTR \end{cases}$$

$$MYZ = MYZMAX \cdot f(T)$$

8) Canale (1976); Chen et al. (1975)

$$GRZ = MYZ \cdot \frac{PHYT}{KZ + PHYT} \cdot ZOO$$

9) Canale (1976)

$$GRZ = MYZ \cdot \frac{KMFM \cdot PHYT + KFLM}{PHYT + KFLM}$$

$$PREF = \frac{\alpha_k \cdot PHYT}{\sum \alpha_k \cdot PHYT}$$

10) Jost et al. (1973)

$$GRZ = MYZ \cdot \frac{PHYT^2}{(KZ1 + PHYT)(KZ2 + PHYT)} \cdot ZOO$$

11) Gause (1934)

$$GRZ = \frac{MYZ \cdot PHYT^{\frac{1}{2}} \cdot ZOO}{(KZ + PHYT^{\frac{1}{2}})}$$

12) Dugdale (1975)

$$GRZ = MYZ \cdot ZOO(1 - \exp(-KZ \cdot (PHYT - KTR)))$$

13) Richey (1977)

$$GRZ = AK \cdot (BL)^2 \cdot T$$

14) Jørgensen (1976)

$$GRZ = MYZ \cdot \frac{PHYT - KTR \cdot ZOO}{PHYT + KZ \cdot ZOO} \cdot ZOO$$

表 3.7 中给出了一些生物过程温度制约的例子。

表 3.7 温度制约的模型

(见缩写目录)

1) Chen et al. (1975)

$$K(T) = K_{20} \cdot KOT^{T-20}$$

2) Lassiter et al. (1974)

$$K(T) = K_{opt} \cdot e^{a(T-T_{opt})} \cdot \left(\frac{T_{max} - T}{T_{max} - T_{opt}} \right)^{a(T_{max} - T_{opt})}$$

3) Lehman et al. (1976)

$$K(T) = K_{opt} \cdot \exp(-2.3(T - T_{opt})^2 / (T_{max} - T_{opt})^2) \quad \text{for} \\ T > T_{opt}$$

$$K(T) = K_{opt} \cdot \exp(-2.3(T_{opt} - T)^2 / (T_{opt} - T_{min})^2) \quad \text{for} \\ T \leq T_{opt}$$

4) Jørgensen (1976)

$$K(T) = K_{opt} \cdot \exp\left(-2.3 \left| \frac{T - T_{opt}}{15} \right| \right)$$

$$K(T) = K_{opt} \cdot \exp(K \cdot T)$$

5) Lammana et al. (1965)

$$K(T) = K_{opt} (T_{opt})^n \cdot \exp(1 - (T_{opt})^n) \quad 0 < T < T_{opt}$$

$$K(T) = K_{opt} \left(1 - \left(\frac{T - T_{opt}}{T_{max} - T_{opt}} \right)^m \right) \quad T_{opt} < T < T_{max}$$

6) Park et al. (1979)

$$PHOTO(T) = \exp(K(K_1 T^2 - K_2 T^{K_3} - 1))$$

$$K = -\ln(PHOTO \text{ at } 0^\circ\text{C})$$

$$K_1 = K_2(T_{max})^{K_3-2}$$

$$K_2 = \frac{1 + \ln(PHOTO \text{ at } T_{opt}) / K}{(T_{max})^{K_3-2} \cdot (T_{opt})^{K_1} - (T_{opt})^{K_3}}$$

$$\frac{2}{K_3-2} = \frac{T_{opt}}{T_{max}}$$

7) Straskraba (1976)

$$T_{opt} = T + 28 \exp(-0.115 \cdot T)$$

$$PHOTO(T) = PHOTO(T_{opt}) \cdot \exp(-(K(T_{opt} - T)^2))$$

除了光强度外，昼长也影响着不同物种的光合作用。许多陆生植物都有昼长“感受器”，此“感受器”控制着光合作用的效率，或更一般地，控制着光合作用开始的最低阈值。研究浮游植物的资料表明，昼长也许是种群演替的原因。本章对这些机制不作进一步讨论。图 3.5 是一个例子。

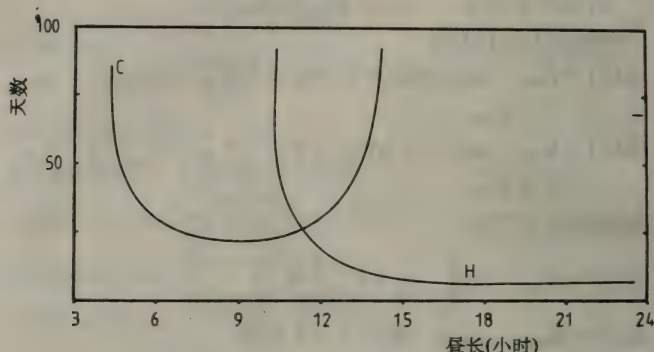


图3.5 花发育(成熟)的时间作为昼长的一个函数。

C=茼蒿属一种，即“短日植物”，H=Hyascomus 一种，即“长日植物”。

许多植物通过改变叶子中叶绿体的方向，或者叶子本身，或者变换酶的浓度，以包含适应实际光状况的机制。这些过程还没有令人满意的模型。

在许多高等植物中，具有发达的气孔—控制系统，它调节 CO_2 / O_2 在叶子和大气之间的交换。因此，必须建立非常复杂的模型来模拟大部分陆生植物的实际光合作用。

在高等植物和陆生生态系统中，控制着光合作用和初级生产的外部因素的数目是很大的。一些最重要的环境因素是太阳和散射辐射的强度；湿度和风；红外辐射和昼长。除了环境因子外，陆生子系统的亚组织是最重要的元素。叶子系统中的反射和透射的确定，叶面积指数，定向性， CO_2 / O_2 —气体交换系统是提出生产力的数学描述的基础过程。

很明显，可以提出两种基本类型的过程描述，即，1)使用单室(叶子，叶廊，个体或种)，或者 2)利用整个群落的产量，图 3.6。

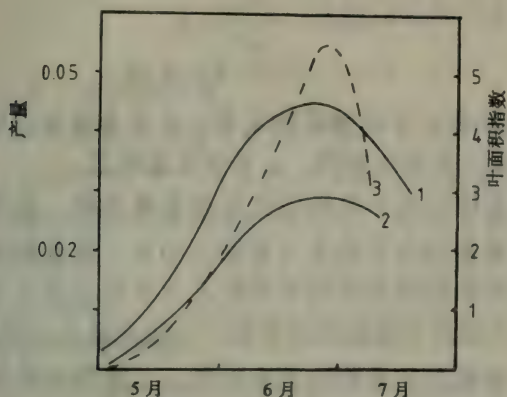


图3.6 大麦生长期的产量，呼吸和叶面积指数。(1)和(2)分别表示总初级生产量和净初级生产量（每平方米干物质克数），(3)是叶面积指数。

最困难的是系统中土壤湿度和温度剖面的效应建模问题。因此，描述陆生环境中生产的简单模型只使用太阳辐射和叶面积指数作为变量（见第 7.9 节），而让所有其他因素作为常数或随机元素。

3.5.1 第二及更高营养级的生产

在大部分生态系统的研究中，净初级产量（或能量）的大部分是由微生物（细菌和真菌）代谢的，其余部分由食草动物同化。这个比率对生态系统来说日益变得重要了，因为可用能量减少的速率控制系统的复杂性和不同营养级的发展。

如果说有关光合作用和初级生产过程的知识是很有限的，那么关于次级生产和能量通道的资料就更少了。况且，我们关于次级生产的大部分知识都是在实验室里研究得到的。这就指

出了根据现有资料来建立生态模型时所存在的主要问题，但是还在继续努力，因为它们会产生更整体的实例研究。

理解能量通过营养级转化的主要问题之一是测定寻食中的能量利用，在恒温动物中保持一定的温度水平。作为一个简化系统，次级生产可以引述为：

$$P_s = C - F - E - R = A - R \quad (3.45)$$

其中 C 为消耗能 / 有机物质的定量， F 是未摄取的能量， E 是排泄掉的能量， R 是呼吸能， A 是同化的能量。

在能量系统结构中此简化式存在某些困难，因为决定每个营养级的能量消耗几乎是不可能的。而且，要在较低营养级中决定出对那个特别营养级仍可用的 F 百分数也是不可能的。当然在较高营养级没有被摄取的食物百分数无疑是可确定的。

因此，根据大量最新的整体研究，了解到有机体和营养级中被利用的能量，使得有可能描述能量通过营养级向上的过程，林德曼效率或营养转化效率似乎在 10~20% 范围内变化：

$$E_{II} = \frac{I_n}{I_{n+1}} \quad (3.46)$$

其中 I_n 或 I_{n+1} 是在指定的营养级中摄取的能量。

在不同营养级，同化能的利用从光合作用过程中的低于 1% 到较高的食肉营养级的 90% 左右。此同化效率可由下式给出：

$$E_a = \frac{A_n}{I_n} \cdot \frac{GPP}{SR} \quad (3.47)$$

其中 A_n 是同化能， GPP 是初级毛产量， SR 是入射的太阳辐射。

在讨论生态系统中能量转化的第三个有用术语是有机体利用摄取能量来分解代谢的能力，即在第 n 级摄取的能量部分，它对第 $n+1$ 级仍有用（许多作者称其为“生态效率”）。这个比率长期争论为恒温动物高达 10~15%，但是对于这些量的计算

的基本假设最近受到怀疑。目前一般的观点是对于恒温动物生态效率不超过 2~4%，对于变温动物不超过 5~20%。而且，我们所作一般假设的背景的科学材料是基于不到 50 次的整体研究。因此，从理论观点出发，生态效率这个术语可定义为

$$E_e = \frac{P_n}{I_n} \tag{3.48}$$

其中 P_n 是在第 n 级的净产量。

最近十年中曾致力于建立次级产量作为生产系统中室与室之间的相互作用的模型。出现的大多数工作都涉及到稳态系统，用一阶微分方程描述能量转化过程。根据大量的有关次级生产复杂性的描述工作，很明显，模型只可能提供外部因素变化的反应格局的指南。

3.5.2 次级生产中的能流

在食物网中能量的同化和损失是由生态系统中营养结构所控制。该结构和相应的功能是由种的数量和它们的半盛度，种和生物量之间的比率以及食物关系的复杂性所决定。

在复杂的生态系统中，不同种群根据它们发展的状况对食物有一定的选择性。相应地，描述能量流动的简单方式并不总是可能的。因此，在任意给定时间内能量流可以划分成 n 个层次（营养级）

- | | | |
|----------------|---|-----|
| 1. 初级生产者 | | 自养层 |
| 2. 草食动物 | } | 异养层 |
| 3. 肉食者1级 | | |
| 4. 肉食者2— n 级 | | |
| 5. 最高肉食者 | | |
| 6. 分解者 | | 腐养层 |

划分的层次表明，在同一营养级内的种群可以捕食或者被其他营养级的不同种群所捕食。进一步可看出，一个种在其发展期间可改变营养级，相应于食物选择的改变。

生态系统中能量流的观测可确定热力学的能量守恒概念。在每次能量转化中必须计算热能的损失。图 2.8 给出了说明能量流的一个例子。

下面给出在一个营养级上通过种群的能量流的简单描述：

$$\begin{aligned} I &= P + R + F \\ A &= P + R \end{aligned} \quad (3.49)$$

$$P = G + (E + S) + N$$

其中 I 是摄取的能量, P 是生产的生物量能量, R 是呼吸能(热量损失), F 是由排泄损失的能, A 是同化能, G 是生长能, E 是分泌物的能, S 是贮藏能, N 是繁殖所需要的能。

异养和腐生营养之间并没有什么截然不同的区别, 在大多数情况下, 除了细菌外, 食草者和食肉者都包括腐生营养同化阶段。

次级生产中能量的转化在大多数情况下依赖于个体的年龄。如果种群是同龄组 (q. v.) 的, 那么这种转化便依赖于此种群的年龄。

幼年个体的重量或生物量的增长可描述为

$$dW / dt = k \cdot W \quad (3.50)$$

其中 W 是有机体的重量或生物量。

在个体重量增加的更一般近似中, 公式可引述为

$$dW / dt = k \cdot (W_{\max} - W) \quad (3.51)$$

其中 W_{\max} 是一个个体的最大重量或最大生物量, k 是种的特定常数。第 6 章中将给出更综合的生长方程的评述。

简单地作些整理, 可以给出平均次级种群生产为

$$\begin{aligned} \frac{dW_p}{dt} &= W_p \cdot \frac{k}{n} \sum_{i=0}^n \frac{(W_{\max} - W_i)}{W_i} \\ &= W_p \cdot k \cdot \frac{(\bar{W}_{\max} - \bar{W})}{\bar{W}} \end{aligned} \quad (3.52)$$

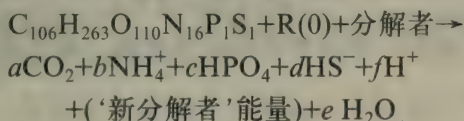
其中 \bar{W} 是个体的平均重量, W_p 是整个种群的重量或生物量, n 是个体数, W_i 是第 i 个个体的重量。

3.5.3 分解

有机物的分解是自然生态系统中维持生物地化循环的最主要的过程。在这样的系统中, 分解通过多个负反馈和正反馈机制与生产密切相关。不过, 这种平衡对外部因素是非常敏感的, 当人为影响引起有机物或营养物输入的增加时, 那就会产生分解与生产之间的不平衡状态。

死的有机物、碎屑、微粒的总分解或融化的主要部分是由细菌和真菌完成的。不过, 大多数生态系统中所包括的一些动物种会分解较大的颗粒, 图 3.7。

分解的原理是将外因性的有机束缚能通过一系列受控氧化还原过程转化为内因性的新陈代谢能。这些氧化还原反应过程的主要部分发生于有氧环境中, 它可以简化为



其中 $R < 228$ 。 a, b, c, d, e, f 是依赖于分解效率的值。分解度依赖于不同因子, 如分解者的类型, O_2 , NO_3^- , SO_4^{2-} 的存在与否及温度等。

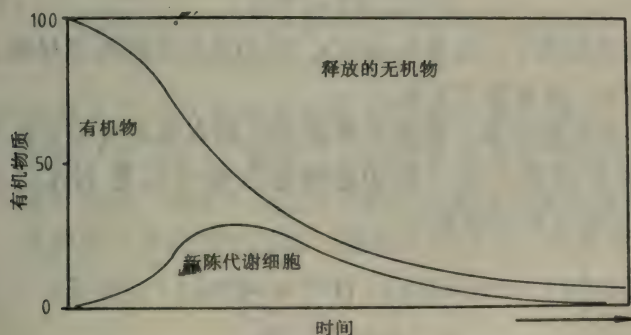


图3.7 死的有机物质（碎屑）分解的一般趋势表明初始有机物、分解者生物量与代谢的无机物之间的内比率。

在 O_2 存在时分解主要是耗氧的。因此，耗氧率是新陈代谢率的一种度量。现在假设所有的有机物具有同样的可降解性，那么分解可表达为

$$\frac{dS}{dt} = -\frac{1}{Y} \frac{dX}{dt} = -\frac{1}{Y} \mu \frac{S}{K_s + S} X \quad (3.53)$$

其中 S 是有机基质的浓度， Y 是平均生长量， X 为每单位体积生物量的微生物浓度， μ 是最大生长率， K_s 是常数。

因为单位生长率一般总比单位腐烂率大得多，水中有机物的一部分迅速合并到微生物现存量的总生物量中，继之在一个比较长的时期内，生物量在腐烂中消耗掉。

水中的有机污染在测量中，一般表达为一个浓度，它是用有机物生物分解中氧的利用率表示的，即生化需氧量(BOD)。

假定用一阶动力学方程，则

$$dL/dt = K \times L \quad (3.54)$$

其中 L 是 BOD， K 是生化氧化率常数。将上式对 t 从 0 到 t 积分，使得

$$L_t = L_0 \cdot e^{-k \cdot t} \quad (3.55)$$

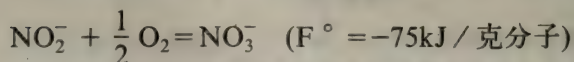
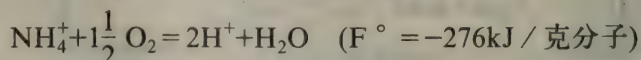
其中 L_0 是初始的 BOD， L_t 是时刻 t 时的 BOD。

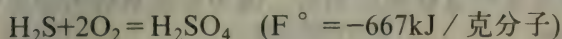
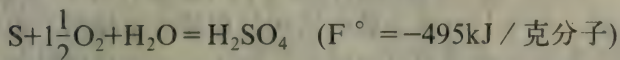
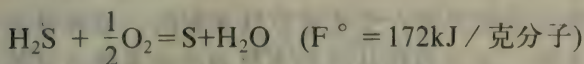
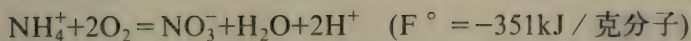
此方程也能表达为

$$Y = L_0 (1 - e^{-k \cdot t}) \quad (3.56)$$

其中 Y 是在时刻 t 已发生的 BOD。作为这些方程的详尽阐述和应用的例子，可见第 7.2 节。

除了有机物分解，能量的释放可以用有氧环境中无机化合物的充氧作用来产生。例如这些化合物可以是 NH_4^+ ，S 或 H_2S 。广义的过程可以是





因为这些过程通常是由单个细菌种群或者几个种群产生的，在硝化作用情况下，这动力学方程将符合米氏（Monod）表达式或一级反应：

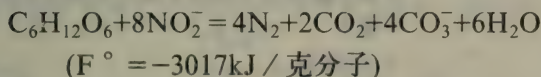
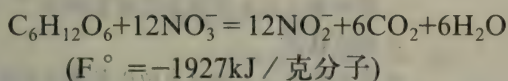
$$dA / dt = k \cdot A \quad (3.57)$$

或
$$dA / dt = \max \left\{ \begin{array}{l} k \cdot A \\ 0 \end{array} \right. \quad (3.58)$$

其中 A 是氨的浓度， A_1 是开始硝化作用的阈值浓度， k 是反应常数。此表达式常常应用于富营养化模型中，见第 7.3 节。

在缺少游离氧情况下，有机物质的分解将受硝酸盐、亚硝酸盐和硫酸盐中氧的利用的影响。

水环境中，反硝化和硫酸盐还原是在厌氧条件下最主要的代谢途径：



能的释放几乎与从需氧生物的葡萄糖分解出来的一样（ $F^\circ = -2929\text{kJ} / \text{克分子}$ ）。而且，一旦厌氧条件成立后反硝化过程马上就可开始，因为所含的许多细菌是兼性的厌氧微生物。

反硝化（或硝酸盐还原）过程可描述为一个简单的一阶过程：

$$dN / dt = -k \times N \quad (3.59)$$

对于硫酸盐还原过程，可建立类似的方程。

3.5.4 适应

许多生态过程是受输入变化适应性支配的。适应性过程的范围是非常大的,并且包括从细胞水平到生态系统水平的各个层次。然而,至今只有极少数的适应过程建立了模型,但是在生态模型中包括这些过程是必需的,因为生态系统的稳定性常常与适应性有关。

这些方面将在第 9.1 节和第 9.2 节中进一步讨论。

表 3.8 缩写目录

许多前面提及的过程的组成包括适应,即两步浮游植物生长模型,其中生长的调节按照内部营养物质浓度出现。

α_k	= 偏爱系数
AK	= 常数
AV	= 食物的可利用性
BL	= 体长(mm)
CA	= 浮游植物浓度(cgm^{-3})
CAMAX和CAMIN	= 浮游植物中碳的最高和最低浓度($\text{gc} / \text{g干物质}$)
CK	= 负载量(gm^{-3})
CS	= 无机可溶碳的浓度(gm^{-3})
$f(x)$	= x 的函数
FAC	= 暗时期生化生长活动的校正因子
FD	= 相对昼长
\bar{F}_{\max}	= 富养深度之上每日单位生长率方面的最大分散减少
$g(y)$	= y 的函数
GRZ	= 牧食率 ($\text{gm}^{-3}24\text{h}^{-1}$)
I	= 辐射
I (0)	= 辐射, 表面强度
I_{op}	= 最适辐射
IK	= 光饱和参数
K	= 常数, 未规定
K_{20}	= 20°C 时的常数或参数
K (T)	= $T^{\circ}\text{C}$ 时的常数或系数

K_{opt}	= 最适温度时的常数
KC	= CS - 吸收的半饱和常数 (gm^{-3})
KFLM	= 食物水平, 其中乘数是 $\frac{1}{2}(1 + KMFM)$
KLYS	= 光抑制的常数
KMFM	= 最小滤过率乘数
KN	= NS - 吸收的半饱和常数 (gm^{-3})
KP	= PS - 吸收的半饱和常数 (gm^{-3})
KPA	= 细胞内磷的饱和常数
KTR	= 牧食的阈值浓度 (gm^{-3})
KZ	= 牧食的半饱和浓度 (gm^{-3})
MY	= 生长率, 浮游植物 ($24h^{-1}$)
MYMAX	= 最大生长率, 浮游植物 ($24h^{-1}$)
MYZ	= 生长率, 浮游动物
n	= 常数, 数目
NA	= 浮游植物中的氮浓度 (gm^{-3})
NAMAX和NAMIN	= 浮游植物中氮的最大和最小浓度 ($gN / \text{每克干物质}$)
NS	= 可溶无机氮的浓度 (gm^{-3})
NS ₀	= 常数
OX	= 氧浓度 (gm^{-3})
PA	= 浮游植物中的磷浓度 (gm^{-3})
PAMAX和PAMIN	= 浮游植物中的最大和最小磷浓度 ($gP / \text{每克干物质}$)
PHOTO	= 光合作用氧 ($gm^{-3} 24h^{-1}$)
PHYT	= 浮游植物浓度 (gm^{-3})
PKI	= 磷与载体之间反应的平衡常数(升 / 克分子)
PRE F	= 偏爱比率
PS	= 可溶无机磷的浓度 (gm^{-3})
PS ₀	= 常数
R (t)	= 总日辐射(单位与I相同)
T	= 温度($^{\circ}C$), T_j = 元素j中的T, T_i 和 T_0 = 在流入和流出中的T

(续表)

T_{\max}, T_{\min}	= 温度, 最高, 最低。在 T_{\max} 或 T_{\min} 时, 率系数 = 0
T_{op}	= 温度, 最适
TOX	= 有毒物质的浓度 (g^{-3})
UC	= 无机碳的吸收率 ($\text{gm}^{-3} \text{24h}^{-1}$)
UCMAX	= 无机碳的最大吸收率 (24h^{-1})
UM	= 氮吸收率 ($\text{gm}^{-3} \text{24h}^{-1}$)
UMMAX	= 最大氮吸收率 (24h^{-1})
UP	= 磷吸收率 ($\text{gm}^{-3} \text{24h}^{-1}$)
UPMAX	= 最大磷吸收率 (24h^{-1})
ZOO	= 浮游动物的浓度 (gm^{-3})

(周玉丽译 张利权校)

4. 概念模型

本章介绍 10 个不同的概念化方法以及它们各自的优缺点。但不能给出什么情况下该使用什么方法的一般性介绍，因为这几乎是不可能的。问题、生态系统、模型的应用以及建模者的习惯将决定概念化方法的优先选择。

概念模型有它自身的功能。如果流量和贮存量都由数量给定，框图将给出稳态情况的一个全面评述。如果改变一个或多个强制函数而形成另一稳态情况，这时可用概念模型来获得流量和贮存量的变化图。如果假设一阶反应，那么计算在强制函数其他组合下的不同的稳态情况就更容易了（见第 5 章）。第 4.3 节中概念模型应用的一个例子和 3 个说明将给读者提供这些可能性的一个概念。

4.1 概念模型的应用

概念化是建模过程中最初步骤之一，见第 2.2 节，本章将说明概念化还有其自身的功能。

概念模型可以看作是状态变量和强制函数的一张目录表，这些状态变量和控制函数对生态系统和所关注问题具有重要性，它也表明这些组成成分是如何用过程来连结的。它是一种工具，用以对生态系统中真实性进行抽象，并描绘出最符合模型目标的组织层次轮廓。有许多概念化方法可使用，在此将作介绍，一些仅给出组成成分和它们的连接，另一些指出数学描述。要给出一个一般性的建议，去应用哪一个，几乎是不可能的，这将依赖于问题、生态系统、模型类型，在一定程度上还依赖于建模者的习惯。

建模时不用概念框图而要使建模者的系统概念具体化几乎是不可能的。建模者在建模过程的这个阶段通常要思考建立具不同复杂性的各种模型，作出第一步假设，选择初始模型或替换模型的复杂性。需要直觉地抽取出所涉及的生态系统和问题中有关知识的可应用部分。因此要给出如何构造概念框图的一般路线是不可能的，但在此阶段用较复杂的模型要比用较简单的模型为好。在建模的后阶段排除一些多余的成分和过程是可能的。另一方面，如果在建模初始阶段使用了一个过于复杂的模型，这会使建模过于麻烦。

一般说来，对系统和问题了解得越清楚就越有利于概念化步骤并可增加寻找到正确的原始模型的机会。需要回答的问题是：实际系统中对于模型和问题是必要的成分和过程是什么？为什么？怎样的？在此过程中，要在第一流的简单性和真实细节之间寻找适当的平衡。

模型组织层次的识别和所需的模型复杂性的选择不是不重要的问题。Miller (1978) 指出了生命系统中的 19 个等级层次，但要在一个生态模型中包括它们全部当然是不可能的，这主要是由于缺少数据和对性质的一般理解。

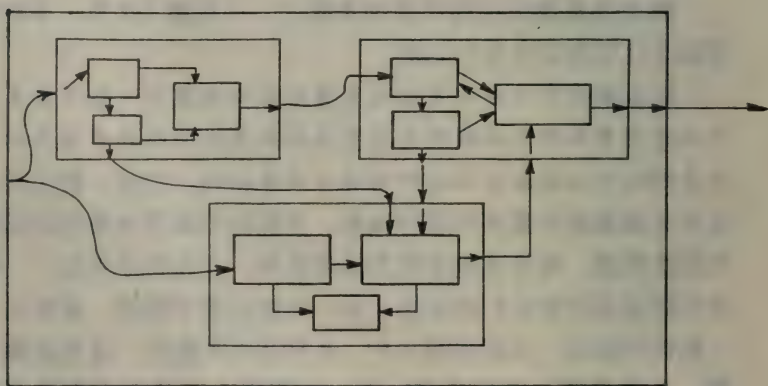


图 4.1 表示等级组织 3 个层次的概念化。

然而，在大多数情况下理解一个生态模型在特定层次上的特定行为是不需要很多等级层次的，有时甚至只要一个等级层次就可以了。见 Pattee(1973)，Weinberg (1975)，Miller (1978)和 Allen and Star (1982)。图 4.1 说明一个具有 3 个等级层次的模型，在构造一个多目标模型时可能用得着此模型。例如，第一层是一个水文学模型，下一层是富营养模型，第三层是一个考虑细胞内部营养浓度的浮游植物生长模型。

图 4.2 说明建立上尼罗河湖泊系统的水质研究的实际情况。图中表明不同层次模型是如何连结起来形成总模型的。

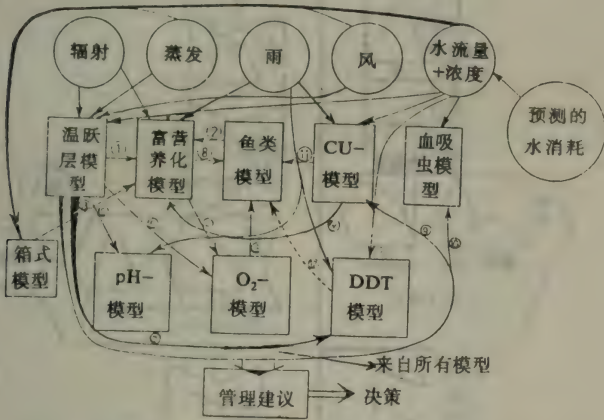


图 4.2 子模型相互连结形成上尼罗河湖泊系统总模型。

每一个子模型都有它自己的概念框图，例如，富营养化模型中磷流动的概念框图，见图 2.9。在这后一子模型中存在着一个考虑到上面所提及的使用细胞内部营养浓度的浮游植物生长的亚子模型，其概念化见图 4.3，图中使用的符号见图 4.4。

考虑有毒物质分布和影响的模型常常需要 3 个等级层次：一个是考虑到分布的流体动力学或空气动力学用，一个是供环境中 有毒物质的化学和生化过程用，第三个也是最后一个供个体水平的效应用。

4.2 概念框图的类型

本节介绍并评述 10 种类型的概念框图。表 4.1 扼要地列出了各种类型框图的特征。表中还指明每种框图例子所参考的图的号码。

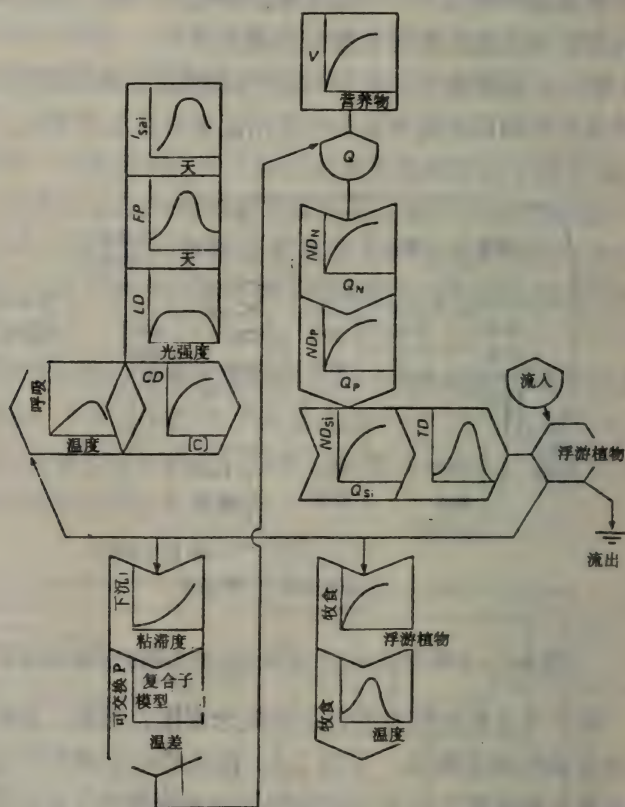


图 4.3 Jørgensen (1976) and Jørgensen 等人(1978)的浮游植物模型的流程图。

文字模型使用词语来描述模型的成分和结构。在此情况中，语言是概念化的工具。用语句能简洁而明确地描述模型。然而，

庞大而复杂的生态系统的文字模型将很快变得不实用，因此文字模型只适用于非常简单的模型。谚语“一图抵千句”说明了为什么建模者需要用其他类型的概念框图来使模型具体化。

图形模型利用自然界中所见的成分，并将它们安排在空间关系的框架中。图 7.18 是一个近似圆顶的图形模型，它指明了必须包含在模型中的各种成分。图 4.5 是另一个取自 Seip(1983)的例子。后一个例子以食物网表示法说明了要素之间相互作用的方向。

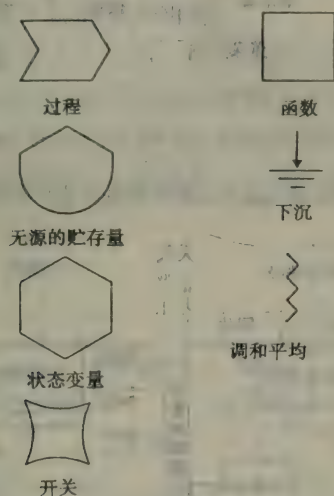


图4.4 图4.3中所用的符号。

箱式模型是简单并经常应用于生态系统模型的概念设计。每个箱子代表模型中的一种组成成分，介于箱子之间的箭头表明过程。图 2.8 表示富营养化模型中磷流动的一个例子，关于氮流动的类似框图见图 2.1。箭头指出了由过程产生的物质流。图 4.6 给出了一个全局碳模型的概念框图，作为预报大气中二氧化碳浓度增加影响气候结果的基础。箱中的数字表明在全球基础上的碳量，而箭头给出了从一个箱子转移到另一箱子的每年的碳量。



图 4.5 Hardangerfjord 岩石海岸边广义的食物网。

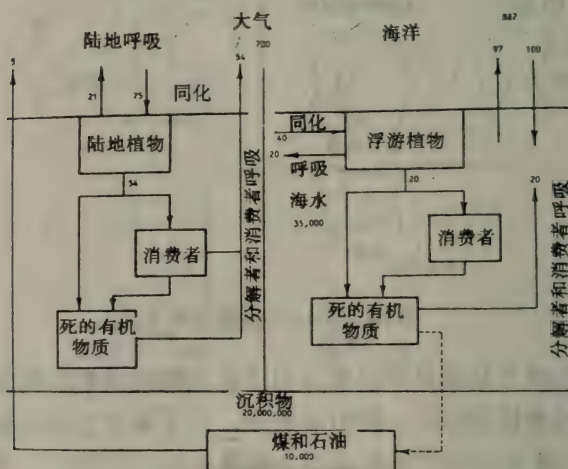


图 4.6 全局碳循环、分室中值的单位是 10^{12} 吨，流量单位
为 10^9 吨 / 每年。

利用框图中的数字根据质量守恒原理，很容易提出预测大气

中二氧化碳浓度的模型。

当方程是根据输入输出关系的分析(例如用统计方法)来建立时,就要用到术语黑箱模型。建模者并不关心这些关系的因果关系。这种模型是非常有用的,只要输入输出数据都有足够的质量。但是这种模型只能应用在已建立的实例研究。

新的实例研究需要新的数据、新的数据分析以及新的关系。

在所有过程因果关系基础上构造白箱模型。这并不意味着在所有相似的实例研究中都能用它们,因为如第 2.4 节的讨论,一个模型总是反映着生态系统的特征。但是总的来说,作一些修改,白箱模型可应用于其他实例研究。

实际上大多数模型是灰色的,因为它们不仅包含某些因果关系,而且也包含着用经验公式来说明的某些过程。有些建模者特别欣赏几何图形,如 Wheeler 等人(1978)在他们的铅模型概念化中宁可用圆形而不要箱形。这就导致在框图的构造和利用上没有什么原则差异。

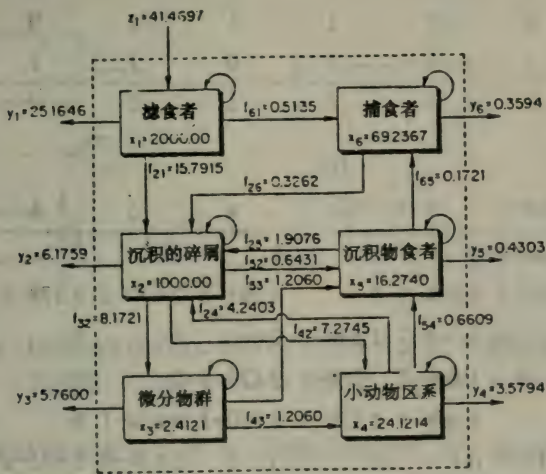


图 4.7 在牡蛎礁石群落中能量流动 (kcal m⁻² d⁻¹) 和贮存 (kcal m⁻²) 的输入/输出模型。

输入/输出模型与箱式模型差异极小,因为它们可以看作是

具有输入输出标记的箱式模型。图 4.6 的全局碳模型可以看作一个输入 / 输出模型, 因为所有箱子上的输入输出都标明了数字。图 4.7 所示是另一个例子, 它是一个牡蛎模型, 由 Patten(1983) 提出。

图 4.8 中用矩阵概念化说明同样的模型。上面第一个矩阵称为邻接矩阵, 它指明了系统的连通性。在此矩阵中, 如果从分室 j (列) 到分室 i (行) 存在直接的因果关系流(或相互作用), 那么 $a_{ji} = 1$, 其余情况下 $a_{ji} = 0$ 。下面一个矩阵称为流量矩阵或输

		分 室						
		(a)						
到	从	1	2	3	4	5	6	行 和
1		1	0	0	0	0	0	1
2		1	1	0	1	1	1	5
3		0	1	1	0	0	0	2
4		0	1	1	1	0	0	3
5		0	1	1	1	1	0	4
6		1	0	0	0	1	1	3
列和		3	4	3	3	3	2	18

		(b)						
到	从	1	2	3	4	5	6	行 和
1		9.948-1	0	0	0	0	0	9.948-1
2		1.974-3	9.944-1	0	4.395-2	2.930-2	1.178-3	1.071
3		0	2.043-3	1.530-1	0	0	0	1.551-1
4		0	1.818-3	1.250-1	9.121-0	0	0	1.039
5		0	1.608-4	1.250-1	6.850-1	9.614-1	0	1.093
6		6.419-5	0	0	0	2.644-3	8.975-1	1.000
列和		9.969-1	9.985-1	4.030-1	9.629-1	9.934-1	9.987-1	5.353

图4.8 牡蛎礁模型一阶矩阵(a)通道A, (b)磷的因果关系。例子 进入磷: $9.948^{-1} = 9.948 \times 10^{-1}$ 。

入/输出矩阵，代表了分室 j 对于分室 i 的直接效应。数字表示分室 j 中的物质在单位时间里将转移到分室 i 去的概率。 P 是马尔可夫链理论中的一步转移矩阵，它很容易从贮存量和流动量计算出来。注意：图 4.7 中使用的单位是 kcal/m^2 和 $\text{kcal}/\text{m}^2 \text{ day}$ ，而图 4.8 中流动量矩阵使用的是 6 小时为一个单位。因此 a_{12} 的数为 $15.7915/4.2=0.1974\times 10^{-2}$ ，在矩阵中表为 1.974×10^{-3} 。

这两个矩阵提供了可能的相互作用和它们的定量关系的一个概述。

Forrester(1961)介绍了用符号语言的反馈动态框图，见图 4.9。矩形代表状态变量，参数或常数用小圆圈，汇和源用云形符号，流动用箭头，速率方程是连接状态变量和流的锥体。

Park 等人(1979)修改了这些符号，见图 4.4 和图 4.3 中浮游植物模型的符号。与 Forrester 框图主要区别是它给出了过程的更多信息，这些过程是用图形表示的。

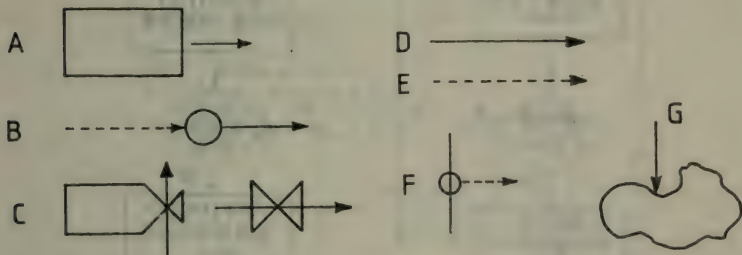


图4.9 Forrester (Jeffers, 1978)介绍的符号语言。A状态变量，B辅助变量，C 速率方程，D 物质流，E 信息，F 参数，G 汇点。

计算机流程图可以作为一种概念模型使用。流程图上显示的事件序列可以看作是重要生态过程的次序关系的概念化。图 4.10 中给出一个例子，它是由 Phipps (1979) 提出的沼泽地模型。模型使沼泽地中 3 个种的每一个都服从相同的事件序列，以特定参数作为种的函数。树木的发芽、生长和由于老龄

(KILL)、砍伐(CUT)或环境因素(FLOOD)而死亡。出生取决于所有其他过程。这种类型的模型在建立计算机程序中是非常有用的，但它不能给出关于相互作用的信息。例如不可能在图 4.10

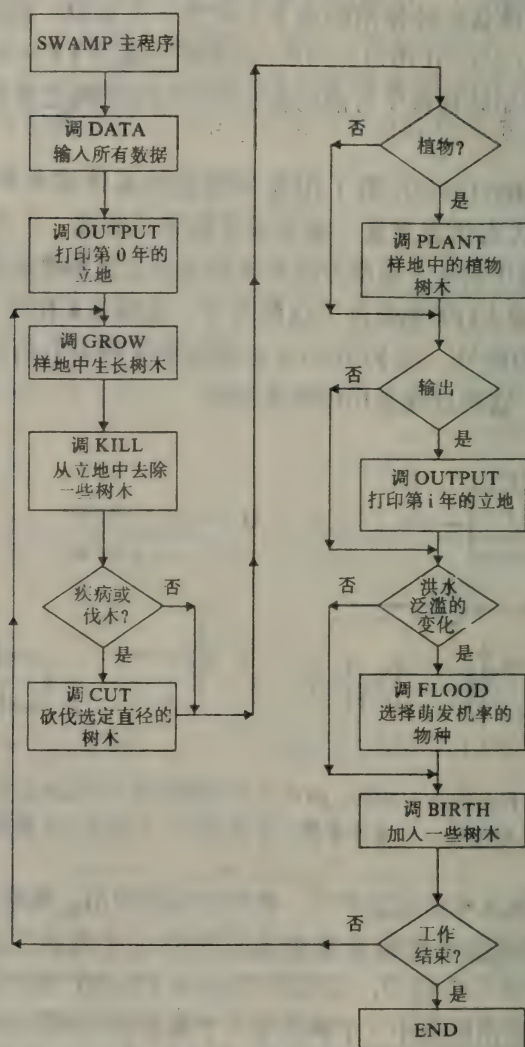


图 4.10 SWAMP 的流程图 (根据 Phipps 修改, 1979)。

上读出 GROW 是一个子程序，它是用来说明地下水位和对个体树种拥挤之间的相互作用。

计算机流程图的子范畴是类似的计算机框图。图 4.11 是一个例子。使用模拟符号表示贮存量和流量。用放大器对一个或 n 个输入进行求和或求逆。在放大器上加一个电容器，就得到一个求积器。在生态模型中模拟计算机的用途还很有限。可参见 Patter(1971)的叙述。

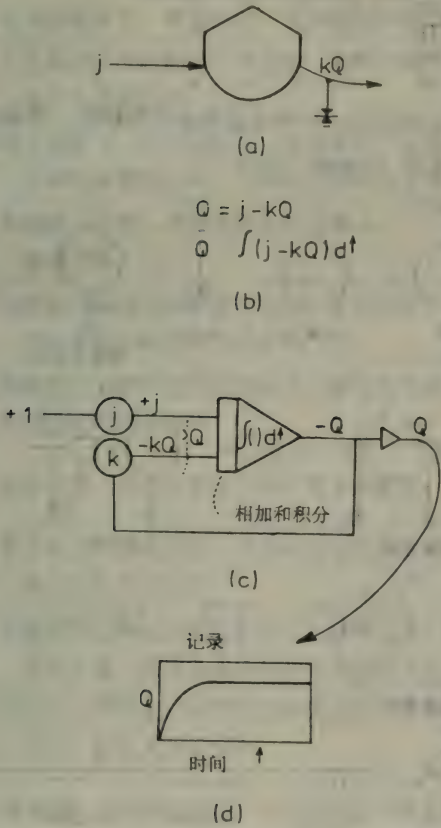
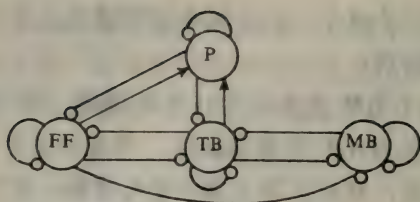


图 4.11 模拟计算机概念化的例子；(a)贮存；(b)方程；(c)模拟模型；(d)输出(Odum, 1983)。



模型 4

输入参数	平衡中的变化			
	FF	TB	MB	P
FF	+	-	+	-
TB	-	+	-	-
MB	+	-	+	+
P	+	+	+	+

图4.12 美国东海岸的一个普通正负有向图模型。沙质环境中底栖生物 (Puccia, 1983)。

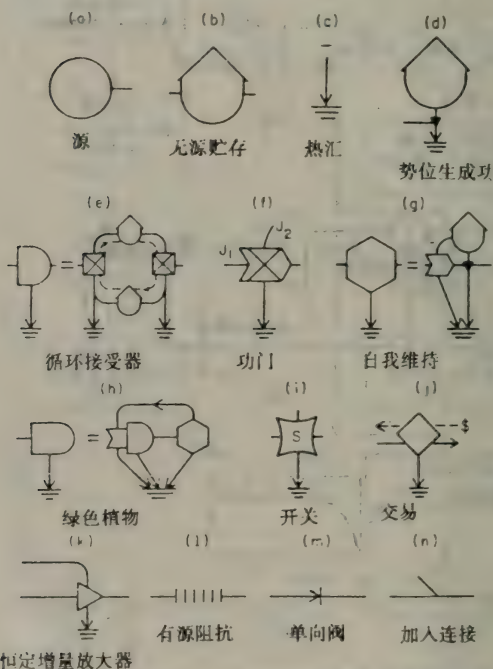


图4.13 Odum (1971, 1972, 1983) 为生态概念化和模拟应用提出的图式能量电路语言。

正负有向图模型扩充了邻接的概念。用+和-符号表示矩阵中系统组成成分之间的正和负的相互作用，箱框图给出同样的信息，见图 4.12，它表示一个普通的底栖生物模型(Puccia, 1983)。连结各成分的线代表因果效应。正效应用箭头表示，负效应用带有小圆头的直线表示。

表 4.1 概念框图类型

概念设计	特性，优点和缺点	例子见图
文字模型	语句描述模型，使用简单。复杂模型不能用	
图形模型	生态系统成分的图形非常清楚，但转化成数学公式较困难	图 4.5 和 7.18
箱模型	成分是箱子，过程是箭头，使用简单，关系易转化成数学公式，但给出过程的信息很少	图 2.1, 2.8 和 4.6
黑箱模型	根据统计分析，没有因果关系的输入输出关系	
输入 / 输出模型	表明输入输出为率的箱式模型，常常假设是线性的和没有时间动态的	图 4.6 和 4.7
矩阵模型	用矩阵记号指明连结性和流率，假设是线性的和没有时间动态的	图 4.8
Forrester 框图(有修改)	包括反馈。使用符号语言给出更多的信息	图 4.3, 4.4 和 4.9
计算机流程图	容易建立计算机程序，给出有关过程的信息和相互作用较困难	图 4.10, 4.11
正负有向图模型	包括逻辑门和定性的相互作用，矩阵记号使用方便。假设是线性的和没有时间动态	图 4.12
能量电路图	给出热力学约束、反馈机制和能量流的详细信息，检查关系较困难	图 4.14 和 8.9

能量电路图由 Odum, 1971, 1972 and 1983 提出并设计，它给出热力学约束、反馈机制和能量流的有关信息。图 4.13 显示了这种语言中最常用的符号。由于这些符号具有固有的数学含义，故此框图给出了有关模型的许多数学信息。而且，还能容易

地展示出丰富的概念信息和等级层次，如图 4.14 和 8.9 中所介绍的那样。在文献中还可以找到许多其他的例子，例如见 Odum(1983)。他展现了这些例子。能量电路图提供许多信息，但是当模型很复杂时，它就很难阅读和检查。

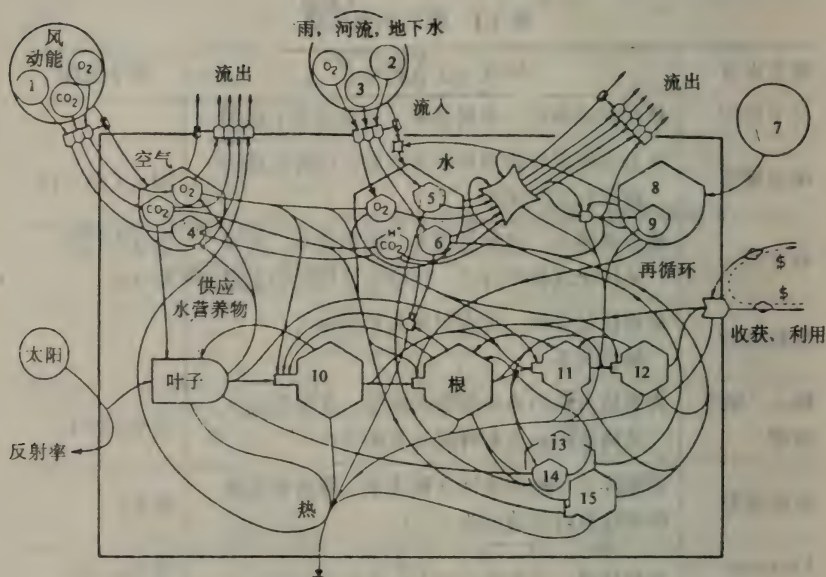


图 4.14 漫滩沼泽地的普通概念能量电路图模型(取自 Odum 1983)。

- 1-水蒸汽 2-有机物质 3-营养物 4-水蒸汽 5-水
- 6-营养物 7-陆地上升 粘土泥灰 8-土地问题 9-农场
- 10-茎、木材果实 11-昆虫多样性 12-野生动物
- 13-枯枝落叶泥炭 14-种子 15-微生物

4.3 概念框图作为建模的工具

文字模型、图形模型和箱模型都给出了问题和生态系统之间关系的描述。它们在建模的第一步是非常有用的，但是它们本身用作建模工具却是非常局限的。需要附加资料才能作出半定量问

题的回答。然而，利用本节中介绍的许多其他概念方法就有可能了。

说明 4.1

图 4.6 表示全球碳循环模型。从中可看到，由于使用矿物燃料，二氧化碳的输入增加了大气层中二氧化碳浓度每年约 $5/700$ 或 $5/7\%$ 。如果扣除溶解在海洋中的二氧化碳数量，那么增加量仅是每年 $2/7\%$ 。以体积-体积为基础，当前的二氧化碳浓度是 0.032% ，所以容易看出，根据目前矿物燃料的燃烧率，大约需 87 年浓度才可达到 0.040% 。如果给出使用矿物燃料的某种趋势或以一定的全球能源政策，达到给定阈值浓度的时间，那么当然也可能计算在 x 年的浓度。在上述的计算中都假设了转移到海洋中的二氧化碳的百分比是常数或者至少是一个给定数。如果我们想包括从大气到海洋的这些转移过程的实际机制，那当然就需要更复杂的计算，去找出大气中二氧化碳的浓度，但是从本说明中可看到，使用指明贮存量、输入输出流量的概念框图就有可能获得一些初步的近似。

说明 4.2

Patten(1983)直接利用矩阵表示计算了间接效应。如果邻接矩阵和它自身相乘，乘积 A^2 表示从一个分室到另一个分室的长度为 2 的间接通道的数目。一般，矩阵乘积 A^n 代表从分室 j 到分室 i 的长度为 n 的通道的数目。图 4.15 表示一个 10 阶矩阵，从图可见，长度为 10 的通道数是惊人地高。在模型中长度为 10 的通道超过 500000，原因是循环通道的长度是无限的。物质、能量和信息经过这种通道直至从循环中消散或仍存在于循环中。

图 4.16 表示影响的 P^{10} ，比 P^3 中相应非对角元素小的值都用划线表示。由于庞大的通道数，这些间接效应一般仍是趋向于在 10 阶水平上增加。Patten 用这种简单的分析显示了间接效应的重要性。有关这方面的内容我们将在第 5.2 节中进一步讨论。

Odum(1983)使用更广泛的能量电路图不仅作为数学模型的基础,而且直接作为管理工具。因为电路图包含着系统的基本元素、过程和定量关系,所以它们为建模者提供了相当详细的系统图像。

分 室								
(a)								
到	从	1	2	3	4	5	6	行 和
1		1	0	0	0	0	0	1
2		23696	34729	23697	27201	23696	16168	149187
3		11033	16168	11032	12664	11033	7528	69458
4		16169	23696	16168	18560	16169	11033	101795
5		23695	34729	23696	27201	23696	16169	149186
6		11032	16169	11033	12664	11032	2527	69457
列和		85626	125491	85626	98290	85626	58425	539084

图 4.15

(b)								
到	从	1	2	3	4	5	6	行和
1		9.491-1	0	0	0	0	0	4.494-1
2		1.883-2	9.494-1	7.290-2	2.988-1	2.410-1	1.137-2	1.592
3		4.029-5	2.303-3	1.581-4	6.662-4	5.254-4	2.430-5	3.718-3
4		1.416-4	1.396-2	6.616-2	4.011-1	1.915-3	8.512-5	4.833-1
5		3.353-5	4.009-3	1.089-1	3.899-2	6.753-1	2.014-5	8.282-1
6		6.303-4	4.520-5	3.003-2	5.831-4	2.203-2	9.755-1	1.002
列和		9.690-1	9.697-1	2.521-1	7.401-1	9.408-1	9.870-1	4.859

图4.16 牡蛎礁模型10阶矩阵 (a) A^{10} 是通道, (b) P^{10} 是影响, 比 P^3 中相应非对角线通路小的值用划线表示。

说明 4.3

图 4.17 和 4.18 的能量图表示一个复杂的适应自然的农业系统和一个辅助能量的农业系统之间的能量关系。在后者的情况中

使用的矿物燃料部分消耗在农村，部分消耗在城市用于加工化工产品、制造拖拉机、生产肥料和供给市场销售。从第一个图中可看出基本生产约每天每平方米 50 千卡，主要用来维持各种消费者，另一方面这些消费者又将每日每平方米 10 千卡的功转送到农业上。对于原始农业生产这是一种典型情况：生产的大部分粮食是用来供给农业家庭，只是小部分粮食可用作出售。

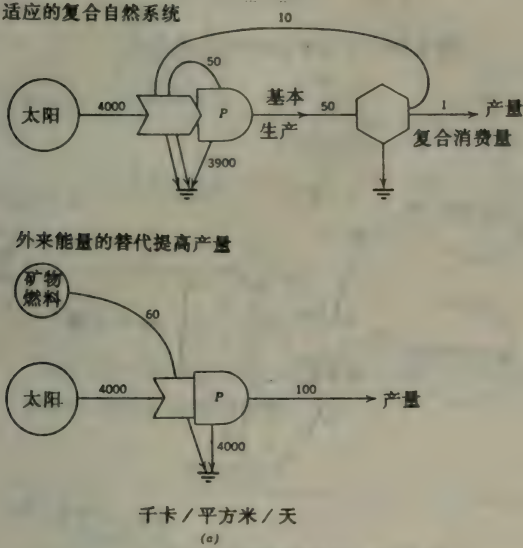


图4.17和4.18 两个相同系统的比较。一个是通过消费物种多样化组织的功使基本生产达到最大的复合适应自然系统；一个是同样系统，在此系统中人类的矿物燃料支持的功消除自然物种而用工业服务替代那些自然物种的服务，把同样的基本生产量交付给产量。

比较能量输入的各种可能替换可能看到这种结果。图 4.18 表示用每日每平方米 60 千卡有可能使初级生产从每日每平方米 50 千卡增加到每日每平方米 100 千卡。没有能量补给不可能有很高的生产力。

牧场的自我维持

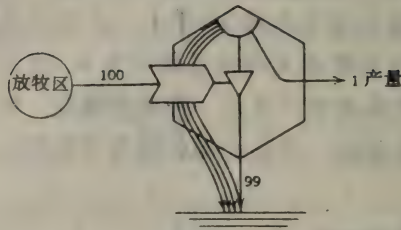


图 4.19 不带矿物燃料的畜牧业。

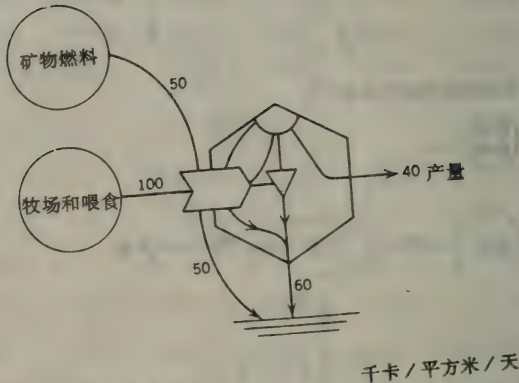


图 4.20 带矿物燃料的畜牧业。

说明 4.4 比较带有和不带有化石燃料的畜牧业

图 4.19 和 4.20 比较了带有和不带有化石燃料的畜牧业。可以看到与上面类似的图。在所设的生态农业中，有可能结合图 4.17 和 4.19 的系统，它当然有可能节省一部分能，但是，当化石燃料使用较少时就不可避免地会降低产量。图 4.18 和图 4.20 表示接近于经济优化的农业系统，而一个经济-生态优化的系统很可能对应于一个比图 4.18 和 4.20 的系统使用较少能量的系统。然而，寻找这种优化需要使用更复杂的模型，这种模型能说

明应用农药、肥料和其他污染物质的效应(例如, 从制造化工产品、拖拉机中产生的烟尘等等)。

图 4.21 表示了在工业化高产的农业系统中人类所处的地位。

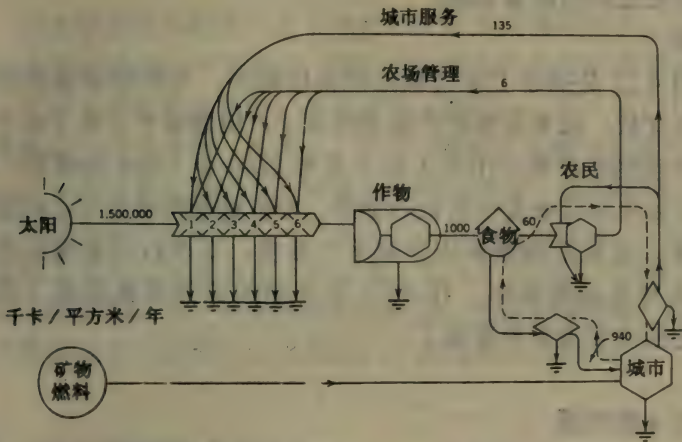


图4.21 工业化高产的农业系统。能量输入包括代替以前人类和动物作功的矿物燃料流量。

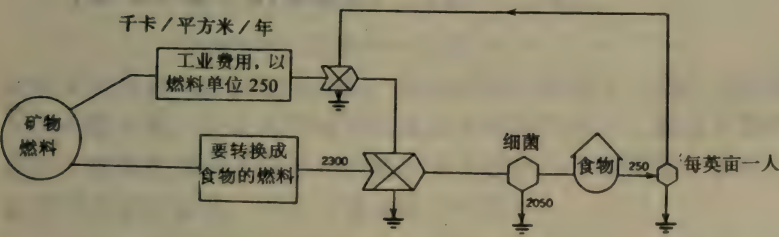


图 4.22 利用工业-微生物过程把甲烷转化成食物的系统。

例 4.1

将矿物燃料(甲烷和 / 或石油)转变成细菌组织并因此转化成食物是可能的。根据来自这样的植物的资料从 4.6×10^8 千卡矿

物燃料中生产出具有 50%蛋白质的 10^4 公斤食物是可能的。食物中蛋白质是每克 4 千卡，其他的 50%是每克 5 千卡。当已知每日生产 10^4 公斤食物的某种植物需要面积为 100000 平方米时，画出此生产的能量电路图，将此图与图 4.17~4.21 作比较并评述此过程的能量系统。

解

图 4.22 是描述上述过程的能量电路图。与补给能量的农业系统作比较，每平方米的产量是提高了，但是每平方米 150 千卡的剩余食物生产要付出每天每平方米 2240 千卡的矿物燃料。因此，正如在现代农业中所做的那样，把矿物燃料使用与太阳能结合起来，比从矿物燃料中直接生产粮食，至少目前是用这种方法，具有更高的效率。在 1973 年开始的原油价格迅速上涨以后，此结论变得更为重要了。

第 4 章问题

1. 根据图 2.8 画出 Forrester 框图和能量电路图。
2. 建立图 3.1 中模型的矩阵表示。

(周玉丽 译 张利权 校)

5. 静态模型

静态模型给出稳定状态下流量和贮存量的重要信息。它们的优点是较好地描述平均情况，而且能容易地从主要的强制函数出发，比较不同的稳定状态。如果假设一级反应，那么可以用矩阵运算来进行这些比较，见第 5.2 节介绍的输入 / 输出量分析。

本章最后部分提出另一种类型的静态模型：响应模型。它建立在简化基础上，就是在一个或多个主要强制函数与一个选定的敏感状态变量之间存在着一种关系。第 5.3 节中的一些例子说明了响应模型的应用。这些模型使用容易，构造也很简单，但是在大多数情况下，需要作简化假设，从而限制了它的应用。

5.1 静态模型的应用

图 3.1 介绍一个简单模型，其对应方程是(3.1)和(3.2)，如果 A 和 B 是静态的，输入必须与输出平衡：

$$\text{过程(1)} + \text{过程(3)} = \text{过程(2)} + \text{过程(4)}$$

$$\text{过程(4)} = \text{过程(6)} + \text{过程(5)}$$

这两个方程是从(3.3)式导出的。因此在静止情况下，微分方程简化为代数方程，它是用作模型的更简单的数学表示。其优点是明显的：在多数情况下只要少量数据便可提供一个分析解，参数化法常常是较容易的，而且运算也是方便的。

当然，静态模型在瞬时状态不能使用，见图 2.4，但它能用来描述图 2.4 中的状态 A 或者状态 C 的平均情况。

图 4.6~4.8 阐明静态模型，它给出了物质流的信息。图 2.8 给出了在生态系统中一个静态能流模型的说明。正象这些例子所表明的，输入 / 输出模型是静态模型的有用代表，而矩阵表示是这类模型的方便的计算工具。

比较不同的外部输入，过程(1)、过程(3)和过程(6)的结果是合乎需要的，见图 3.1，可以找出状态变量 A 和 B 以及输出过程(5)和过程(2)的对应值。换言之，我们根据不同输入比较所涉及的不同静态情况。这样的比较称为响应模型，但在这个意义上，我们将保留反应模型这词为外部因素和静止情况的一个状态变量之间的关系。

5.2 输入 / 输出量分析

所提出的概念和结果用波多黎各热带雨林中氮流的静态 5 分室模型来说明。此模型是根据 Edminsten(1970)的研究和 Patten 等人 (1976, p. 574, ff) 的细节描述。如图 5.1 这样的分室模型的动态可以用差分或微分方程系统来描述，例如：

$$\frac{dx_i}{dt} = \dot{x}_i(t_i) = \sum_{\substack{j=0 \\ j \neq i}}^n f_{ij}(t) - \sum_{\substack{j=0 \\ j \neq i}}^n f_{ji}(t) \quad i=1, \dots, n, t \in T \quad (5.1)$$

其中 x_i 表示第 i 分室贮存的物质， $\dot{x}_i = dx_i / dt$ 是 x_i 对时间 t 的一阶导数。时间定义于区间 τ ，其初始时刻为 t^0 ，终止时刻为 t^+ 。 f_{ij} 和 f_{ji} 分别表示从 j 到 i 分室和从 i 到 j 分室的非负流量。由 n 个分室所定义的系统环境用下标 0 表示。设 $z_i = f_{i0}$ ， $y_i = f_{0i}$ 分别表示第 i 分室周围的输入和输出，则方程(5.1)可写成

$$\dot{x}_i(t) = z_i(t) + \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n f_{ij}(t) - \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n f_{ji}(t) - y_i(t) \quad i=1, \dots, n \quad (5.2)$$

在静态时 $\dot{x}_i = \dot{x}_i(t) = 0$ ，那么(5.2)式变为

$$\dot{x}_i = dx_i / dt = 0 = z_i + \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n f_{ij} - \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n f_{ji} - y_i \quad i=1, \dots, n \quad (5.3)$$

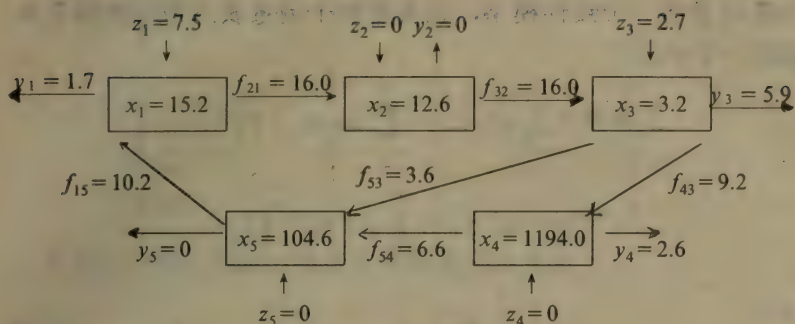


图5.1 热带雨林中氮流量的静态模型，贮存量 x_i ($i=1, \dots, 5$)，的单位用 gN/m^{-2} ，流量 z_i ， y_i 和 f_{ij} ($i, j=1, \dots, 5$)，的单位用 $\text{gN}/\text{m}^{-2}/\text{y}^{-1}$ 。各分室是： x_1 ，叶子和叶附生植物； x_2 ，松散的枯枝落叶层； x_3 ，须根； x_4 ，土壤； x_5 ，木材。输入 z_1 表示溶解于雨水中的氮和由叶面着生的复合物固定的大气氮， z_3 是由与须根结合的真菌和细菌的固定氮。输出： y_1 是由反硝化细菌释放的游离氮；与须根(y_3)和土壤(y_4)有关的反硝化作用和迳流。

由于在所考虑的时间区间 τ 中，每一流量是常数，故这里省略了时间自变数。

如图 5.1 所示，这里假设了系统是开的 ($z_i > 0$ 或 $y_i > 0$)，模型是连通的，即假设没有分室或分室组是孤立于其他分室的。显然用分式转移系数来参数化此模型是方便的。设 X_i , $i=1, \dots, n$ 表示每个分室的不变的稳定状态贮存量。

那么有可能建立一个线性模型，只要把每个流量表达为它的供给分室的一个分式：

$$\begin{aligned}
 \dot{x}_i &\equiv 0 = z_i + \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n a_{ij}'' x_j - \sum_{\substack{j=0 \\ j \neq i}}^n a_{ji}'' x_i \\
 &= z_i + \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n a_{ij}'' x_j + a_{ii}'' x_i \\
 &= z_i + \sum_{j=1}^n a_{ij}'' x_j \quad i=1, \dots, n
 \end{aligned} \tag{5.4}$$

也能建立另一个线性模型，只要把每个流量表达为它的接受分室的一个分式：

$$\begin{aligned}
 \dot{x}_i \equiv 0 &= \sum_{\substack{j=0 \\ j \neq i}}^n a'_{ji} x_i - \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n a'_{ij} x_j - y_i \\
 &= -a''_{ii} x_i - \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n a'_{ij} x_j - y_i \\
 &= -\sum_{j=1}^n a'_{ij} - y_i \quad i=1, \dots, n
 \end{aligned} \quad (5.5)$$

其中的转移系数定义如下：

$$a'_{ij} = f_{ij} / x_j, \quad i, j = 1, \dots, n, \quad i \neq j$$

$$a''_{0i} = y_i / x_i, \quad i = 1, \dots, n,$$

$$a''_{ii} = -\sum_{\substack{j=0 \\ j \neq i}}^n a'_{ji}, \quad i = 1, \dots, n;$$

$$a'_{ji} = f_{ji} / x_i, \quad i, j = 1, \dots, n, \quad i \neq j$$

$$a'_{i0} = z_i / x_i, \quad i = 1, \dots, n,$$

$$a'_{ii} = -\sum_{\substack{j=0 \\ j \neq i}}^n a'_{ji}, \quad i = 1, \dots, n.$$

根据这些定义，方程(5.4)和(5.5)可以用矩阵符号表示为

$$\dot{X} = 0 = A'' \cdot x^* + z \quad (5.6)$$

$$\dot{X} = 0 = -A' \cdot x^* - y = A' \cdot x^* + y \quad (5.7)$$

其中

$$x^* = \begin{bmatrix} x_1 \\ \cdot \\ \cdot \\ \cdot \\ x_n \end{bmatrix}, \quad \dot{x} = \begin{bmatrix} \dot{x}_1 \\ \cdot \\ \cdot \\ \cdot \\ \dot{x}_n \end{bmatrix}, \quad z = \begin{bmatrix} z_1 \\ \cdot \\ \cdot \\ \cdot \\ z_n \end{bmatrix}, \quad y = \begin{bmatrix} y_1 \\ \cdot \\ \cdot \\ \cdot \\ y_n \end{bmatrix},$$

$$A'' = \begin{bmatrix} a''_{11} & \cdots & a''_{1n} \\ \vdots & & \vdots \\ \vdots & & \vdots \\ a''_{n1} & \cdots & a''_{nn} \end{bmatrix}, \quad A' = \begin{bmatrix} a'_{11} & \cdots & a'_{1n} \\ \vdots & & \vdots \\ \vdots & & \vdots \\ a'_{n1} & \cdots & a'_{nn} \end{bmatrix},$$

由方程(5.6)和(5.7)解出稳态分室含量表达式为

$$x^* = -(A'')^{-1} \cdot z \quad (5.8)$$

$$x^* = -(A')^{-1} \cdot y \quad (5.9)$$

Patten 和 Auble (1981) 使用下面介绍的系统分析作为引进周围 (environ) 概念的基础。当接收到刺激 (输入) 时, 按照系统的条件 (状态), 刺激在系统中转化为响应 (输出)。Patten (1982) 把周围考虑为与实体有关的相互关系的整个系统。由于它围绕着一组局限于被定义系统中的影响, 故称它为周围。他将周围看作是生态系统的基本粒子。

然而, 这些比较哲理性的考虑是有实际应用意义的。输入周围相似地表达了整个系统对某一给定输入的响应, 输出周围相似地表达了整个系统对某一给定输出的响应。Matis 和 Patten (1981) 作了关于输入/输出模型的进一步计算, 给出了输入和输出周围的定量赋值。也引入了概念单位周围 E_0 , 使这些考虑的实际可应用性进一步具体化。一个单位输入周围是一个输入周围, 它能产生一个单位的输出 y_i , 相应地, 一个单位输出周围 E_i 是一个输出周围, 它能产生一个单位输入 z_i 。对详细计算感兴趣的读者可以参考 Matis 和 Patten (1981), 这里, 我们仅通过介绍一些显而易见的结果来说明这些概念的意思。

说明 5.1

图 5.1 模型中转移和周转系数, 单位 $1/y$:

$$\begin{aligned}
 a'_{01} &= 1.7 / 15.2 = 0.11184 \\
 a'_{21} &= 16.0 / 15.2 = 1.05263 \\
 a'_{02} &= 0 / 12.56 = 0 \\
 a'_{32} &= 16.0 / 12.6 = 1.26984 \\
 a'_{03} &= 5.9 / 3.2 = 1.84375 \\
 a'_{43} &= 9.2 / 3.2 = 2.87500 \\
 a'_{53} &= 3.6 / 3.2 = 1.12500 \\
 a'_{04} &= 2.6 / 1194.0 = 0.00218
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 a'_{54} &= 6.6 / 1194.0 = 0.00553 \\
 a'_{05} &= 0 / 104.6 = 0 \\
 a'_{15} &= 10.2 / 104.6 = 0.09751 \\
 |a'_{11}| &= (16.0 + 1.7) / 15.2 = 1.16447 \\
 |a'_{22}| &= 16.0 / 12.6 = 1.26984 \\
 |a'_{33}| &= (5.9 + 9.2 + 3.6) / 3.2 = 5.84375 \\
 |a'_{44}| &= (2.6 + 6.6) / 1194.0 = 0.00771 \\
 |a'_{55}| &= 10.2 / 104.6 = 0.09751
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 a'_{01} &= 7.5 / 15.2 = 0.49342 \\
 a'_{02} &= 0 / 12.6 = 0 \\
 a'_{12} &= 16.0 / 12.6 = 1.26984 \\
 a'_{03} &= 2.7 / 3.2 = 0.84375 \\
 a'_{23} &= 16.0 / 3.2 = 5.00000 \\
 a'_{04} &= 0 / 1194.0 = 0 \\
 a'_{34} &= 9.2 / 1194.0 = 0.00771 \\
 a'_{05} &= 0 / 1194.0 = 0
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 a'_{35} &= 3.6 / 104.6 = 0.03441 \\
 a'_{45} &= 6.6 / 104.6 = 0.06310 \\
 a'_{51} &= 10.2 / 15.2 = 0.67105 \\
 |a'_{11}| &= (7.5 + 10.2) / 15.2 = 1.16447 \\
 |a'_{22}| &= 16.0 / 17.6 = 1.26984 \\
 |a'_{33}| &= (2.7 + 16.0) / 3.2 = 5.84375 \\
 |a'_{44}| &= 9.2 / 1194.0 = 0.00771 \\
 |a'_{55}| &= (3.6 + 6.6) / 104.6 = 0.09751
 \end{aligned}$$

说明 5.2

对于上面所提出的模型我们有

$$A'' = \begin{bmatrix} -1.16447 & 0 & 0 & 0 & 0 & .09751 \\ 1.05263 & -1.26984 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1.26984 & -5.84375 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 2.87500 & -.00771 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1.12500 & .00553 & -.09751 & 0 \end{bmatrix}$$

$$A' = \begin{bmatrix} -1.16447 & 1.26984 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & -1.26984 & 5.00000 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & -5.84375 & .00771 & .03441 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & -.00771 & .06310 & 0 \\ 0.67105 & 0 & 0 & 0 & 0 & -.09751 \end{bmatrix}$$

$$-(A'')^{-1} = \begin{bmatrix} 1.69 & 0.92 & 0.92 & 1.21 & 1.69 \\ 1.40 & 1.55 & 0.77 & 1.01 & 1.40 \\ 0.31 & 0.34 & 0.34 & 0.22 & 0.31 \\ 113.86 & 125.95 & 125.95 & 241.46 & 113.86 \\ 9.97 & 11.03 & 11.03 & 14.51 & 20.23 \end{bmatrix}$$

$$-(A')^{-1} = \begin{bmatrix} 1.69 & 1.69 & 1.45 & 1.45 & 1.45 \\ 0.77 & 1.55 & 1.33 & 1.33 & 1.33 \\ 0.19 & 0.19 & 0.34 & 0.34 & 0.34 \\ 95.46 & 95.46 & 81.68 & 211.46 & 165.66 \\ 11.66 & 11.66 & 9.97 & 9.97 & 20.23 \end{bmatrix}$$

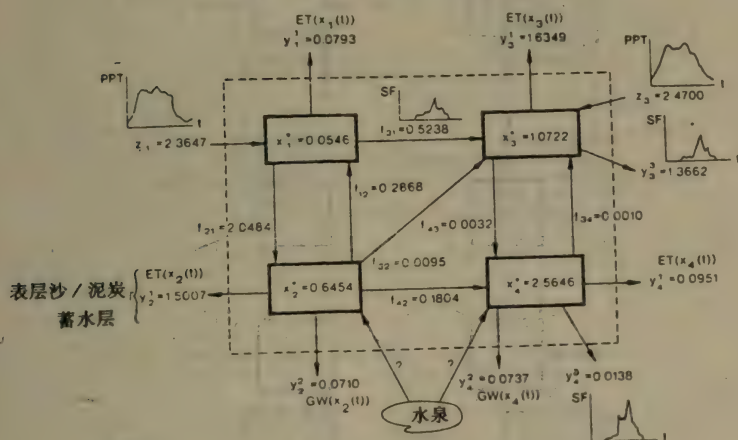


图 5.2 Okefenokee 沼泽地流域的静态水量预算模型。

各分室是: x_1^* = 高地表面水贮存量, x_2^* = 高地地下水贮存量, x_3^* = 沼泽地表面水贮存量, x_4^* = 沼泽地地下水贮存量。输入: z_1 = 高地降雨量, z_2 = 沼泽地降雨量。输出: y_{1i} = 蒸发蒸腾, $i = 1, \dots, 4$, y_{22} = 深渗漏, y_{33} = 片状和河川径流, y_{24} = 渗透量, 深渗漏和侧向渗漏。 y_{34} = 基流量。系统内流量: f_{21} = 渗入和渗出, f_{31} = 河道和地面流量, f_{12} = 基流和土内水, f_{32} = 基流, f_{42} = 侧向的渗漏, f_{43} = 渗入和渗出, f_{34} = 上升流和水位上升。贮存量单位是 10^9m^3 , 输入、输出和内部流量的单位是 $10^9 \text{m}^3 \text{y}^{-1}$ 。面积基础是整个流域。

说明 5.3

图 5.2 说明了一个在 Okefenokee 沼泽地流域内的水平衡模型(Patten and Matis 1981 and 1982)。四个分室代表沼泽地和邻近高地的水贮存量。图 5.3 和图 5.4 中的数据说明了周围的定量

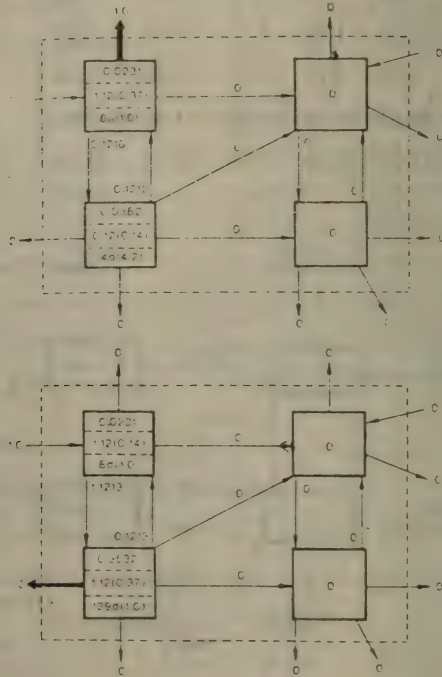


图5.3 Okefenokee水预算模型的单位输出周围：每个简图表明在粗箭头上产生一个单位输出所需要的水流量(每年十亿立方米)和贮存量(十亿立方米)。流量与箭头有关，贮存量见方格中上面的数字。每个方格的中间无括号的数字代表进入到目前小方格中的过去停留数的平均或离开其粗箭头分室的平均数，括号内是标准差。这两个数是无单位的。方格底下的无括号的数代表在该方格中过去停留时间的期望数，括号内是变差系数。平均数的单位是 h 、 d 或 y ，变差系数是无单位的。

特征。每个图中的粗箭头表示所考虑的单位输出和输入。图 5.3 例子描述了与从高地表面水分室流失的每一单位损失有关的输入周围 E_1 (与图 5.3 比较)。它表明单位输出需要分室 1 贮存量的 0.023 单位, 分室 2 贮存量的 0.0382 单位以及从分室 1 到 2 和 2 到 1 的 0.1210 单位, 作为补给的内部流量。当 1.0 单位输入到分室 1 时, 所有这些流便产生了。进入系统以后, 输出水在分室 1 平均停留 8 天 (变差系数 1.0), 在分室 2 平均停留 14 天 (变差系数 4.2)。同样, 可解释其余各图。

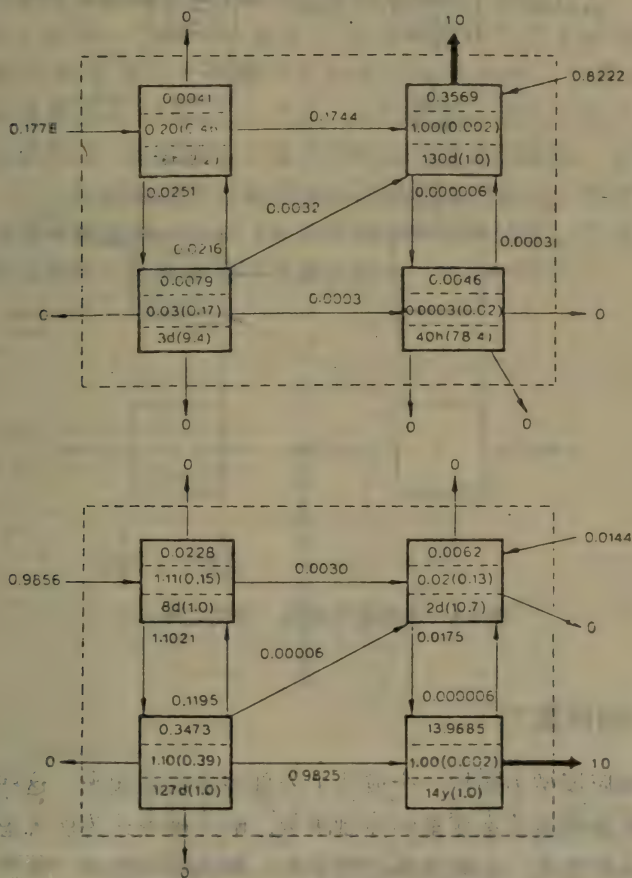


图 5.4 说明见图 5.3。

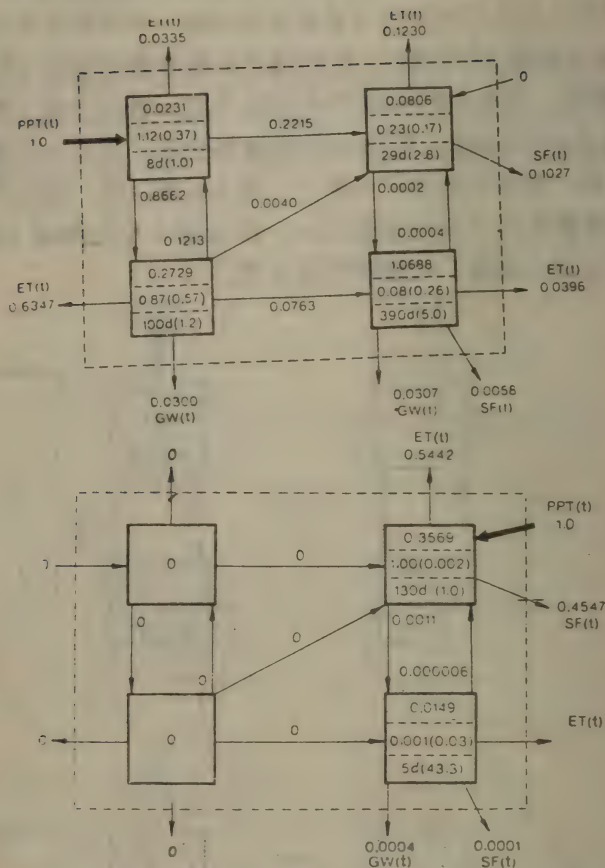


图 5.5 单位输出周围。说明见图 5.3。

5.3 响应模型

响应模型力图把一个或几个外部因素联系起来，这些外部因素常常是明显状态变量的控制函数。响应被表达为所考虑状态变量的一种变化。如果关系是简单的，那么有可能对一个单位过程用一个方程来包括这种关系，见第 3 章。

然而，在大多数情况下，问题中涉及较多的过程。这时对问题最好的解决方法是用一个经验的或半经验的表达式。在后一种情况下，有可能在理论上表示问题中所涉及的过程，并且对这些过程至少给出一个半定量的描述。换句话说，要考察经验关系是否在理论上合理是不可能的。

这种类型的模型通常都是十分简单的，因此它们不考虑自然界中经常可观察到的那些高度复杂的效应。模型的思想是寻找对外部因素最灵敏的状态变量，并用此状态变量作为一种指示器，用来指明在生态系统水平上不希望有的效应的一种警报。

图 5.6 说明一个例子。成年产蛋母鸡每日口服 leptophos，这是一种在环境中持久性相当长的有机磷杀虫剂，共服用 60 天，其剂量率为 0, 0.5, 1.0, 5.0, 10.0 或 20.0 毫克/公斤体重/日。运动失调（腿的瘫痪）随着不同的剂量率而发展，最低剂量除外。相当复杂的生物化学模型可能说明这些过程，它将效应确定为剂量率的函数，而图 5.6 是毒物学研究的结果。当考虑分解和排泄过程时，此关系似乎是合理的。

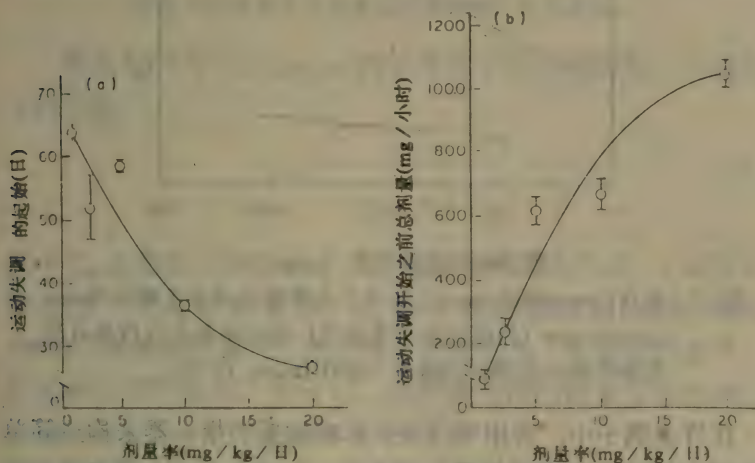


图5.6 loptophos剂量率的效应，给予产蛋母鸡（*Gollus domesticus*）每日口服量，对(a)运动失调症状出现的时间，(b)运动失调症状出现之前摄取的总剂量的关系（摘自 Abou-Donia and Preissing, 1976）。

沉积物和土壤积累重金属和其他有毒物质，常常用来作为污染研究的指示器。由于在沉积物和土壤中发现的高浓度，有可能比较高精度地确定其中有有毒物质的浓度。

图 5.7 和图 5.8 表明在动物组织中和在沉积物中重金属浓度之间的关系。这种简单模型可以用来发现新地点中底栖动物的重金属浓度。注意图 5.8 中，沉积物中铅 / 铁比例给出了比铅浓度更好的相关。在这种情况下，铁的浓度间接代表了沉积物的结合能力。对于所显示的关系，必须想到 pH 在淡水中起着重要的作用(海水的 pH 接近于 8.1)。

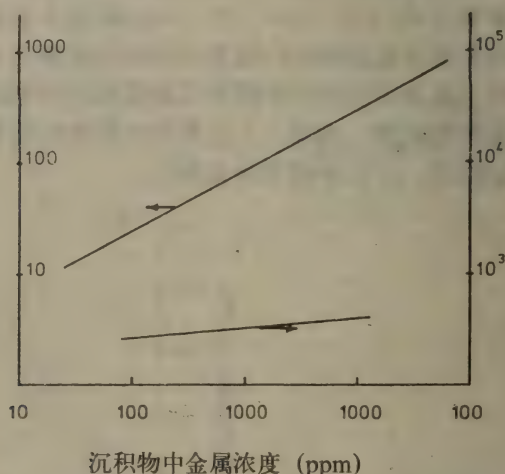


图5.7 取自Devon和Cornwall 20多个港湾地点中多毛蠕虫*Nereis diversicolor* (用组织的干重表达) 组织中和在这些地点沉积物中锌(Zn)和铜(Cu)的浓度 (摘自 Bryan, 1976)。

在许多例子中，常用对污染的影响敏感的指示器来构造简单的模型。还有一个值得提及的例子是：Vollenweider 图或模型的应用，它已广泛应用于富营养化管理中。

图 5.9 解释了 Vollenweider 的原模型(Vollenweider, 1969)，它只以磷的负荷量和平均深度为根据。结果如图上所示，是有关

湖泊营养状况的一个半定量描述。该模型是半经验的，因为它可以被考虑为一般的物质平衡方程的一个特定导数（改变型）。

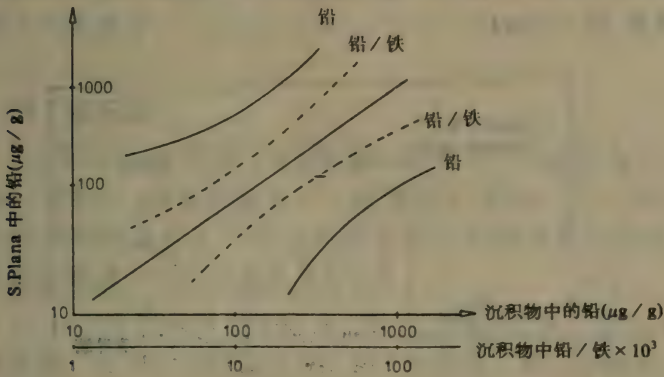


图5.8 从英格兰南部和西部17个港湾处收集的双壳类 *Scrobicularia Plana* 的37个样本的软组织中总的铅浓度（毫克/克干重）与(a)沉积物微粒的铅含量，与(b)沉积物微粒中铅浓度与铁浓度比例乘以 10^3 的关系图。

修改过的 Vollenweider 模型考虑了水的滞留期，它使用如下方程：

$$C_p = \frac{L_p}{z \left(\frac{1}{t_w} + S \right)} \quad (5.10)$$

其中 C_p 是湖泊中磷的浓度， L_p 是湖泊中磷的负荷， z 是湖泊平均深度， S 是沉积系数， t_w 是水的滞留时间 (Vollenweider, 1980)。水滞留时间可以用许多方式来定义，在稳定状态下，它们基本上是等值的。至于 t_w ，经常是用湖泊容量与总的流入量之比来定义。

假定沉积率是每年 10~20 米，那么有可能把方程简化为

$$C_p = \frac{L_p t_w}{z(1 + t_w^{0.5})} \quad (5.11)$$

C_p 可用下面的经验公式 (Dillom and Rigler, 1974) 转化成叶绿

素的浓度:

$$\log B = 1.449 \log(C_p) - 0.398 \quad (5.12)$$

其中 B 是叶绿素 a (7 月~10 月 $\mu\text{g l}^{-1}$, 0~5m)。 C_p 是同时期中的总磷量 (0~15m)。

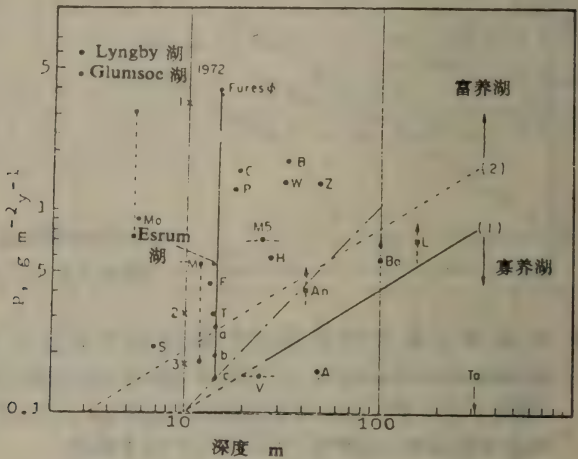


图5.9 a,b和c分别相应于磷输入的90%, 95%和99%的去除率 (Furesoe 湖) Glumsoe, 1972 (Jørgensen, Jacobsen and Høi, 1973) ; Lyngby 湖, 1972 (F.L.Smith / MT, 1973) ; Esrom 湖, 1972.

湖泊名缩写	G - Greifensee	V - Vanern
	P - Pfaffikersee	F - Furesoe (1954)
	B - Baldeggersee	M - Lake Mendota
	W - Lake Washington	T - Turlersee
	Z - Zurichsee	Mo - Lake Moses
	H - Halwillersee	An - Lac Annecy
	Bo - Bodensee	L - Lac Lemane
	A - Aegersee	Ta - Lake Tahoe

第 7 章中介绍了更复杂的富营养模型, 其优点可同上面所讨论的简单模型相比较, 它们能描述瞬时状态并还能给出湖泊动态的预测(例如, 浮游植物浓度的周变化)。而 Vollenweider 模型的

优点是，只需要小得多的数据库。问题是必须确定在每一种情况下该用哪一种方法。例如，对瞬时状态存在时间给出较精确的预测如果是非常重要的，那就需要更复杂的模型。这也意味着需要更综合的数据库。

第 5 章问题

1. 湖泊 Y 存在着下列资料：磷负荷 $0.5\text{gPm}^{-2}\text{y}^{-1}$ ，深度 3.5m (平均)，滞留时间 2 年，氮负荷 $1.2\text{gNm}^{-2}\text{y}^{-1}$ 。你认为湖泊的营养状况是什么？你宁愿减少 85% 的磷负荷还是氮负荷？新的稳定状态下的营养状况是什么？

2. 一个模型由四个分室 A, B, C 和 D 组成。输入 A 和 B 的是常数，分别为每时间单位 1 和 3 个单位。有一个遵循一阶方程的以每时间单位 0.1 的速率常数从 D 输出。出现下述的流动：从 A 至 B 和 C，从 B 到 C 和 D，从 C 到 A 和 D，从 D 到 A 和 B。所有的流动服从一级运动学反应。速率常数分别是每时间单位 0.1, 0.2, 0.1, 0.23, 0.15, 0.25, 0.18 和 0.12。试建立矩阵模型并找出 A, B, C 和 D 的稳定状态值。

(周玉丽译 张利权校)

6. 种群动态建模

本章讨论种群模型（状态变量是个体或物种的数量）。模型的复杂程度将逐步增加。通过介绍指数和逻辑斯蒂增长方程的各种形式，首先考虑单一种群的增长，然后介绍两个或更多个种群之间的相互作用，其中包括著名的洛特卡-沃尔泰勒（Lotka-Volterra）模型以及几个较为现实的捕食者-猎物和寄生模型。还要介绍年龄分布，并且用矩阵模型来说明计算方法，包括与增长的关系。本章的最后部分介绍收获模型，其中包括人类对可更新资源的作用。最适产量的问题是与多物种模型联系起来讨论的，但是，不详细介绍模型。

6.1 基本概念

本章涉及生物数量统计模型，是以个体或物种的数量作为状态变量的单位。

早在 20 世纪 20 年代，洛特卡和沃尔泰勒提出了第一个种群模型，至今仍在广泛使用（见 Lotka 1956 和 Volterra 1926）。此后，提出了并验证分析了许多种群模型。但是，在此不可能对所有这些模型给予全面的评论。本章将主要讨论年龄分布、增长和种间相互作用的模型。本章只提及确定性模型。感兴趣于随机模型的读者可以参考 Pielou (1969) 的著作，其中有这类模型的全论述。

种群就是同种个体的集合。每一种群都有若干特征，例如种群密度（与一定空间有关的种群大小）、死亡率、出生率、年龄分布、散布增长型等等。

种群是变化着的实体, 因此, 我们感兴趣于它的大小和增长。如果 N 代表个体的数量, t 代表时间, 那么 dN/dt = 在某一瞬时(t)有机体数量每单位时间的改变率, $dN/(Ndt)$ = 在某一瞬时(t)有机体数量每单位时间每个个体的改变率。如果用种群数量对时间作坐标图, 曲线上任何一点的斜率 (直线正切) 代表增长率。

出生率是每单位种群在单位时间产生的新个体的数目。

我们必须区分绝对出生率和相对出生率, 分别用 B_a 和 B_s 来表示:

$$B_a = \frac{\Delta N_n}{\Delta t} \quad (6.1)$$

$$B_s = \frac{\Delta N_n}{N \Delta t} \quad (6.2)$$

其中 ΔN_n = 种群新产生的个体数。

死亡率指的是种群中个体的死亡。绝对死亡率 M_a 定义为:

$$M_a = \frac{\Delta N_m}{\Delta t} \quad (6.3)$$

其中 ΔN_m = 单位时间 (Δt) 内种群中死亡的个体数, 而相对死亡率 M_s , 则定义为

$$M_s = \frac{\Delta N_m}{\Delta t \cdot N} \quad (6.4)$$

6.2 增长模型

增长模型只考虑单一种群。它与其他种群的相互作用, 是根据特定增长率和死亡率来考虑的, 这可能依赖于所考虑种群的大小, 但与其他种群无关。换句话说, 我们只把单一种群看作状态变量。

最简单的增长模型的假设是: 无限资源和指数种群增长。可以应用简单的微分方程:

$$dN/dt = B_s \times N - M_s \times N = r \times N \quad (6.5)$$

其中 B_s 是每个个体瞬时出生率, M_s 是瞬时死亡率, $r = B_s - M_s$, N 是种群密度, t 是时间。显然, 该方程和一级运动学方程相等, 见 2.9 节。积分后, 得

$$N_t = N_0 \times e^{rt} \quad (6.6)$$

其中 N_t 是时间 t 时的种群密度, N_0 是时间 0 时的种群密度。图 6.1 和 6.2 用曲线图说明指数增长。

通过取对数, 方程(6.6)可变换成

$$\ln(N_t / N_0) = r \cdot t \quad (6.6a)$$

净生殖率 (R_0) 定义为一个平均新生个体一生中产生的年龄组为零的后代的平均数目。

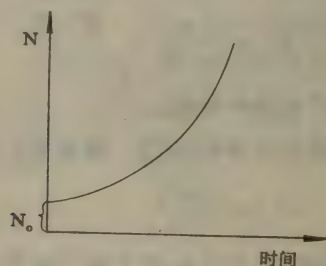


图 6.1 相对于指数增长的 $dN/dt = r \times N$ ($r > 0$) 的增长。

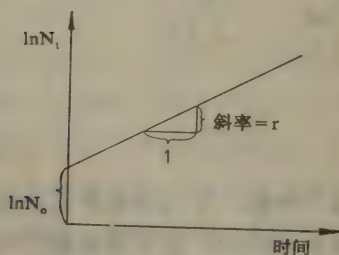


图 6.2 以 $\ln N_t$ 与时间 t 作图。 $\ln N_t = \ln N_0 + r \times t$ 。

存活率 l_x 是在年龄 x 时的存活分数。它是一个平均新生个体将存活到年龄 x 的概率。年龄为 x 的一个平均个体在该年龄期间产生的后代数目记为 m_x 。这称为生育力, 而 l_x 和 m_x 的乘

积称为实际生育力。按它的定义, R_0 可以通过下式得到:

$$R_0 = \int_0^{\infty} l_x m_x dx \quad (6.7)$$

如果方程(6.7)中 $R_0 = 1$, 并称世代时间为 T , 那么 R_0 可以从下式得到:

$$\ln R_0 = \ln l + r \times T = r \times T \quad (6.8)$$

表明 l_x 为年龄函数的曲线称为存活曲线。如图 6.3 所示, 不同种的存活曲线差别很大。

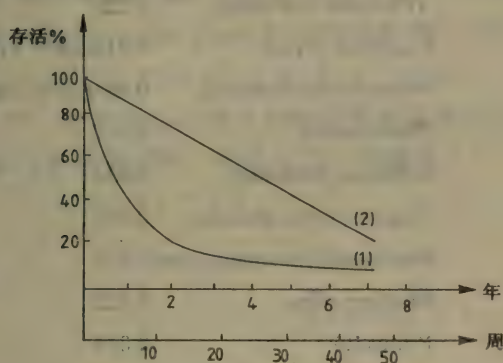


图6.3 (1) 犹他蜥 (Uta) (下面的x轴) 和(2) 夜蜥 (Xantusia) (上面的x轴) 的存活曲线 (仿 Reevey 1947, Tinkle 1967, Zweifel and Lowe 1966)。

所谓的内禀自然增长率 r 与 l_x 和 m_x 一样, 取决于年龄分布, 只有在年龄分布稳定时才与时间无关。当 R_0 尽可能高时, 这意味着在最适条件下并具有稳定的年龄分布时, 可实现的最大自然增长率, 并称之为 r_{\max} 。各种动物的 r_{\max} 相差几个数量级 (见表 6.1)。

r 值的计算是很麻烦的, 但可以用下式来确定:

$$\sum_x e^{-rx} \cdot l_x \cdot m_x = 1 \quad (6.9)$$

该方程的推导可以在 Mertz(1970)和 Eulen(1973)的文章中找到。

表6.1 对各种生物估计的最大瞬时增长率 (r_{\max} , 每天每个个体) 和平均世代时间(天)

分类单位	种名	r_{\max}	世代时间 T
Bacterium 细菌	Escherichia coli	ca.60.0	0.014
Algae 藻类	Scenedesmus	1.5	0.3
Protozoa 原生动物	Paramecium aurelia	1.24	0.33~0.50
Protozoa 原生动物	Paramecium caudatum	0.94	0.10~0.50
Zooplankton 浮游动物	Daphia puxex	0.25	0.8~2.5
Insect 昆虫	Tribolium confusum	0.120	ca. 80
Insect 昆虫	Calandra oryzae	0.110(.09~.11)	58
Insect 昆虫	Rhizopertha dominica	0.085(.07~.10)	ca. 100
Insect 昆虫	Ptinus tectus	0.057	102
Insect 昆虫	Gibbium psylloides	0.034	129
Insect 昆虫	Trigonogenius globulus	0.032	119
Insect 昆虫	Stethomezium squamosum	0.025	147
Insect 昆虫	Mezium affine	0.022	183
Insect 昆虫	Ptinus fur	0.014	179
Insect 昆虫	Eurostus hilleri	0.010	110
Insect 昆虫	Ptinus sexpunctatus	0.006	215
Insect 昆虫	Niptus hololeucus	0.006	154
Octopus 章鱼	—	0.01	150
Mammal 哺乳动物	Rattus norwegicus	0.015	150
Mammal 哺乳动物	Microtus aggrestitis	0.013	171
Mammal 哺乳动物	Canis domesticus	0.009	ca. 1000
Insect 昆虫	Magiciada septendecim	0.001	6050
Mammal 人类	Homo sapiens	0.0003	ca. 7000

如果 R_0 接近于1, 可以用下述近似公式来估计 r :

$$r = \frac{\ln R_0}{T} \quad (6.10)$$

生殖值 V_x 定义为年龄特定的未来后代的期望值。对达到平衡的稳定种群, 这蕴涵着

$$V_x = \int_x^{\infty} \frac{l_t}{l_x} m_t dt \quad (6.11)$$

指数增长是一种简化, 只是在某一时间间隔中有效。每一种群迟早都会遇到食物、水、空气或空间的限制, 因为环境是有限的。为了说明这点, 我们引入环境负荷量 K 的概念, 定义为 $R_0=1$ 和 $r=0$ 时个体的密度。在零密度时, R_0 最大, r 成为 r_{\max} 。可以提出的最简单假设是, r 随 N 线性下降, 当 $N=K$ 时, $r=0$ 。这就是经典的 Verhulst-Pearl 的逻辑斯蒂增长方程:

$$dN/dt = rN (K-N) / K \quad (6.12)$$

在图 6.4 中, 种群增长是用 S 型的逻辑斯蒂表达式来说明的。当 N 与 K 相比较是很小时, 增长近似于指数式。

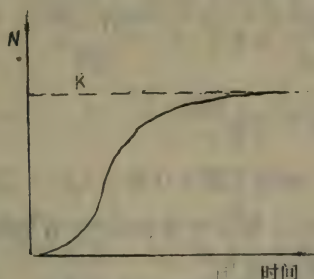


图 6.4 逻辑斯蒂增长。

逻辑斯蒂增长方程的应用需要三点假设:

- 1) 所有个体都是等价的。
- 2) K 和 r 是与时间、年龄分布等无关的不变常数。
- 3) 在每个个体对 N 的改变的实际增长率响应中, 不存在

时滞。

所有三点假设都是不现实的, 会遭致强烈的批评。不过, 一些种群现象可以用逻辑斯蒂增长方程来加以说明。

方程(6.12)可得到解析解:

$$N = K / (1 + e^{(a-rt)}) \quad (6.13)$$

其中 当 $t=0$ 时, $a = \ln \frac{K-N}{N}$ 意味着 $a = \ln \frac{K-N_0}{N_0}$

例 6.1

藻类培养显示了由于自我遮荫效应而引起的环境负荷量。尽管有“无限的”营养物，在恒化的实验中，藻类的最高浓度被测定为 $120\text{g}/\text{m}^3$ 。在时间为 0 时，引入 $0.1\text{g}/\text{m}^3$ 藻类，2 天后观测到的浓度是 $1\text{g}/\text{m}^3$ 。为这些观测建立逻辑斯蒂增长方程。

解：

最初 5 天远未达到环境负荷量，我们得到很好的近似：

$$\ln 10 = r_{\max} \cdot 2$$

$$r_{\max} = 1.2 \text{ 天}^{-1}$$

并且，因为环境负荷量是 $120\text{g}/\text{m}^3$ ，得到 (C = 藻类浓度)

$$\frac{dC}{dt} = 1.2 \cdot C \frac{120 - C}{120}$$

或
$$C = \frac{120}{1 + e^{a - 1.2t}}$$

其中
$$a = \ln ((120 - 0.1) / 0.1) = 7.09$$

这种最简单的环境阻力随密度而线性增加的情况似乎只对具有很简单生活史的有机体适用。

具有较复杂生活史的高等动植物种群中，可能会存在延滞响应。Wangersky 和 Cunningham (1956 和 1957) 提出了一种逻辑斯蒂增长方程的变型，包括两种时滞：1) 当条件有利时，有机体开始增加所需的时间，2) 有机体以改变出生率和死亡率对不利的拥挤情况反应所需的时间。如果这些时滞分别是 $t - t_1$ 和 $t - t_2$ ，可得到：

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN_{(t-t_1)} \cdot \frac{K - N_{(t-t_2)}}{K} \quad (6.14)$$

由于环境因子中的季节性变化或者由于种群本身内的因素 (所谓

内因), 种群密度趋于波动。我们准备在此讨论细节, 只是提到增长系数往往是温度制约的, 并且, 由于温度显示了季节性波动, 因此, 有可能用那种方法来解释某些季节性的种群密度波动。

Smith (1963) 提出了另一种修改的逻辑斯蒂方程:

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N \frac{K - N}{K + \frac{r}{C} N} \quad (6.15)$$

其中 C = 在饱和密度时, 种群中生物量的更替率。

6.3 种群间的相互作用

6.2 节中介绍的增长模型可能有来自其他种群的不变影响, 这反映在参数的选择上。然而, 假设种群间有不变的相互作用是不现实的。因此, 较现实的模型必须包含相互作用的种群 (物种) 为状态变量:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 \cdot N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 - \alpha_{12} N_2}{K_1} \right) \quad (6.16)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 \cdot N_2 \left(\frac{K_2 - N_2 - \alpha_{21} \cdot N_1}{K_2} \right) \quad (6.17)$$

其中 α_{12} 和 α_{21} 是竞争系数。 K_1 和 K_2 分别是种 1 和种 2 的环境负荷量。 N_1 和 N_2 是种 1 和种 2 的数目, 而 r_1 和 r_2 是相应的最大内禀自然增长率。

把方程(6.16)和(6.17)等于零, 就得到稳定状态局面:

$$N_1 = K_1 - \alpha_{12} \cdot N_2 \quad (6.18)$$

$$N_2 = K_2 - \alpha_{21} \cdot N_1 \quad (6.19)$$

这两个线性方程的图见图 6.5, 给出每个种的 dN/dt 等倾线。在等倾线下方, 种群会增长, 在等倾线上方, 它们会减少。因此, 如图 6.5 所示, 产生四种情况。这四种情况也总结在表 6.2 中。

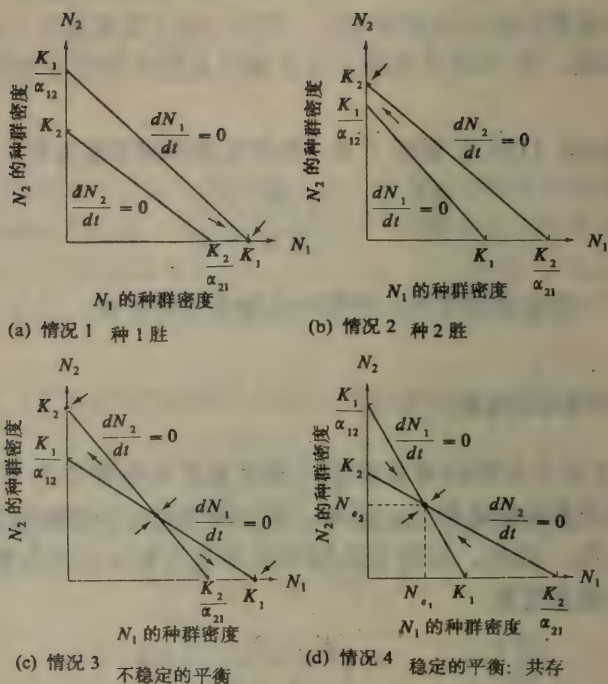


图 6.5 两物种之间竞争可能产生的四种情况, a、b、c、d。

表 6.2 洛特卡-沃尔泰勒竞争方程四种可能情况的总结

	种 1 可以包含种 2 ($K_2 / \alpha_{21} < K_1$)	种 1 不能包含种 2 ($K_2 / \alpha_{21} > K_1$)
种 2 可以包含种 1 ($K_1 / \alpha_{12} < K_2$)	任一种都可能胜 (情况 3)	种 2 总是胜 (情况 2)
种 2 不能包含种 1 ($K_1 / \alpha_{12} > K_2$)	种 1 总是胜 (情况 1)	稳定的共存 (情况 4)

洛特卡-沃尔泰勒方程还可以扩充应用于 n 种不同物种组成的群落:

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i N_i \left(\frac{K_i - N_i - \left(\sum_{j \neq i}^n \alpha_{ij} N_j \right)}{K_i} \right) \quad (6.20)$$

其中的 i 和 j 是物种下标, 从 1 到 n 。在稳定状态时, 对所有的 i , $dN_i / dt = 0$, 并且

$$N_i \equiv N_{ie} = K_i - \sum_{j \neq i}^n \alpha_{ij} N_j \quad (6.21)$$

洛特卡-沃尔泰勒提出了一对简单的捕食方程:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 - p_1 N_1 N_2 \quad (6.22)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = p_2 N_1 N_2 - d_2 N_2 \quad (6.23)$$

其中, N_1 是被捕食者种群密度, N_2 是捕食者种群密度, r_1 是被捕食者种群 (每个个体) 的瞬时增长率, d_2 是捕食者 (每个个体) 的死亡率, p_1 和 p_2 是捕食系数。

每个种群都受另一种群的限制, 在没有捕食者的条件下, 被捕食者按指数增长。令这两个微分方程等于零, 得到:

$$N_2 = \frac{r_1}{p_1} \quad (6.24)$$

$$N_1 = \frac{d_2}{p_2} \quad (6.25)$$

因此, 每个物种的等倾线相应于另一物种的特定密度。低于被捕食者密度的某一阈值, 捕食者总是减少, 而高于阈值, 捕食者增长。同样, 低于特定捕食者密度, 被捕食者增长, 但高于特定密度, 被捕食者减少 (见图 6.6)。在两条等倾线交点, 存在联合平衡, 但是, 被捕食者和捕食者的密度在该点上并不收敛。

任何一对特定的初始密度都会产生一定幅度的振荡。波动的振幅依赖于初始条件。

这些方程是不现实的, 因为大多数种群不是遇到自我调节, 就是遇到密度制约反馈, 或者两者都有。

加入一简单的自我减幅项到被捕食者方程, 或者导致迅速趋

向于平衡，或者导致减幅振荡。或许，建立被捕食者-捕食者关系模型的较现实的简单方程组是：

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 - z_1 N_1^2 - \beta_{12} N_1 N_2 \quad (6.26)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = \gamma_{21} N_1 N_2 - \beta_2 \frac{N_2^2}{N_1} \quad (6.27)$$

显然，被捕食者方程是一种结合了捕食者作用的简单的逻辑斯蒂表达式。捕食者表达式考虑了环境负荷量，这取决于被捕食者密度。

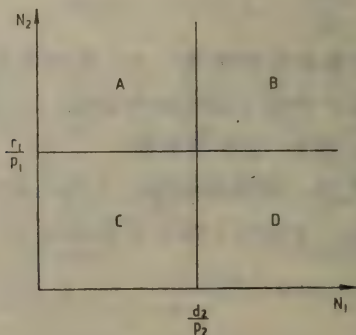


图6.6 洛特卡-沃尔泰勒被捕食者-捕食者方程的等倾线。A：两物种都减少，B：捕食者增加，被捕食者减少，C：被捕食者增加，捕食者减少，D：两物种都增加。

然而，这些方程也很容易受到批评。捕食者的增长项显然只是被捕食者密度大小的线性函数。图 6.7 中显示了其他可能的关系。图中第一种关系相应于 Michaelis-Mentens 表达式 (§ 3.5 米氏方程)，而第二种关系通过在一个区间用一阶式而在另一区间用零阶式，只是近似的 Michaelis-Mentens 表达式。图中所示的第三种关系相应于逻辑斯蒂方程表达式：随着被捕食者密度增加，捕食者密度首先指数式增加，随后出现减幅。这种关系可在自然界中观察到，可以这样来解释：捕食者捕获猎物所用的能量

和時間は随被捕食者密度増加而减少的。这不仅意指由于密度増加，捕食者可以捕获更多的猎物，而且用于捕获下一个猎物所耗的能量更少。因此，在这个阶段，捕食者密度并不是与被捕食者密度成比例地增长，而是更快些。不过，捕食者可以消耗的食物（能量）有一限度，在某一被捕食者密度，用于捕获猎物的能量不可能进一步减少。因此，在某一猎物密度，捕食者密度达到一饱和点时，捕食者密度的增长会下降。第四种关系相应于常常发现在增长与 pH 或温度之间的关系。超过某一猎物密度，捕食者密度下降是这种关系的特征。这种响应可能用被捕食者产生的废物对捕食者的影响来解释。在某一被捕食者密度，废物的浓度高得足以对捕食者增长具有显著的负效应。

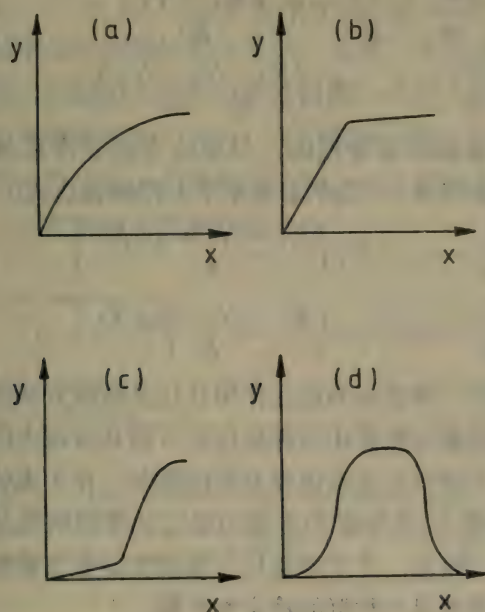


图6.7 四种功能响应 (Holling, 1959)。y轴是每个捕食者每天获取的被捕食者数目，x轴是被捕食者密度。

Holling(1959 和 1966)提出了更详尽的被捕食者-捕食者关

系的模型。他结合了时滞和饥饿水平，力图描述自然的情况。这些模型是比较现实的，但也是比较复杂的，并需要更多的参数。

除了这些复杂情况之外，还有捕食者与被捕食者的共同进化。被捕食者会产生愈来愈好的技术，以逃避捕食者。捕食者也会产生更好的技术，以捕获猎物。要说明共同进化，有必要按照所发生的现行选择来进行参数的现行改变。

寄生作用类似于捕食作用，但与后者的区别是受影响的被捕食者成员很少被杀死，而是在被寄生后可以存活某些时间。这可把寄主 N_1 的增长和死亡率联系于寄生者密度 N_2 来加以说明。而且，寄生者的环境负荷量取决于寄主的密度。

以下方程说明这些关系，并包括寄主的环境负荷量：

$$\frac{dN_1}{dt} = \frac{r_1}{N_2} \cdot N_1 \left(\frac{K_1 - N_1}{K_1} \right) \quad (6.28)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 \cdot N_2 \left(\frac{K_2 \cdot N_1 - N_2}{K_2 \cdot N_1} \right) \quad (6.29)$$

共生关系是很容易建模的，只要改变相互作用项的符号，就可利用类似于洛特卡—沃尔泰勒竞争方程的表达式：

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 \cdot N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 + \alpha_{12} N_2}{K_1} \right) \quad (6.30)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 \cdot N_2 \left(\frac{K_2 - N_2 - \alpha_{21} N_1}{K_2} \right) \quad (6.31)$$

在自然界中，种群间的相互作用往往是错综复杂的。以上介绍的表达式在理解自然界中的种群反应可能具有很大的帮助，但是，当遇到建立整个生态系统模型的问题时，在大多情况下还是很不够的。洛特卡—沃尔泰勒方程的稳定性准则研究是一个有意义的数学问题，但是，几乎不能用于理解实际生态系统的稳定性性质，甚至是自然界中种群的稳定性性质。

自然界种群稳定性研究的经验表明，需要说明许多与环境的相互作用，才能解释在实际系统中观测到的现象，实例可参考 Colwell(1973)的文章。

说明 6.1

本说明涉及两种酵母菌的厌氧培养，最早是高斯 (Gause, 1934) 描述的。这两个种是 *Saccharomyces cerevisiae* (SC) 和 *Schizosaccharomyces* (Kephir) (K)。高斯曾对两个种进行单独培养和混和培养，其结果表明两个种之间互有影响。他的假说是，有害废物（酒精）的产生是相互作用的唯一原因。

图 6.8 显示了模型所用的概念图。该模型有三个状态变量：两种酵母菌和废物。废物量取决于酵母菌的增长。酵母菌的增长取决于酵母菌的量和它的增长率，而这些又依赖于物种和一个减少因子，它考虑了废物对增长的影响。部分按 De Wit 和 Goudriaan (1974) 的 CSMP 程序介绍于表 6.3 中。表 6.4 显示两种酵母菌增长的观测值和计算值。显然，单独培养实验的观测值与计算值之间的拟合是完全可接受的，但是，对混合培养实验来说是完全不能接受的。因此，可以得出结论，两物种不只是通过产生酒精进行干扰。必须把两个种之间干扰的其他生物学知识引进模型，才能解释所观测到的现象。

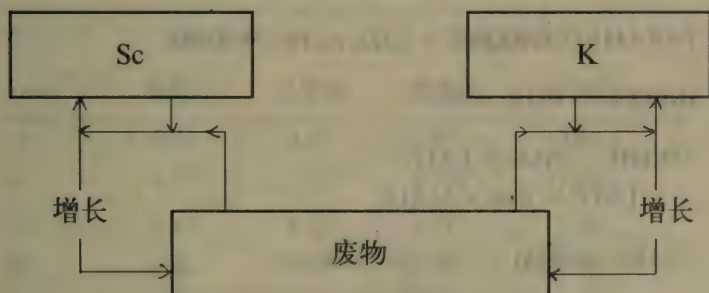


图6.8 说明6.1中所介绍模型的概念图。废物是影响两种酵母菌 Sc 和 K 增长的酒精。

表 6.3 两种酵母菌增长与干扰的 CSMP-程序

TITLE MIXED CULTURE OF YEAST

Y1=INTGRL (IY1,RY1)

Y2=INTGRL (IY2,RY2)

INCON IY1=0.45, IY2 = 0.45

RY1 = RGR1 * Y1 * (1.-RED1)

RY2 = RGR2 * Y2 * (1.-RED2)

PARAMETER RGR1 = 0.236, RGR2 = 0.049

RED1 = AFGEN (RED1T, ALC / , MALC)

RED2 = AFGEN (RED2T, ALC / MALC)

FUNCTION RED1T = (0., 0.), (1., 1.)

FUNCTION RED2T = (0., 0.), (1., 1.)

PARAMETER MALC = 1.5

ALC = INTGRL (ALC, ALCP1 + ALCP2)

ALCP1 = ALPF1 * Y1

ALCP2 = ALPF2 * Y2

PARAMETER ALPF1 = 0.122, ALPF2 = 0.270

INCON IALC = 0.

FINISH ALC = LALC

LALC = 0.99 * MALC

TIMER FINTIM = 150., OUTDEL 2.

PRTPLT Y1, Y2, ALC

END

STOP

表6.4 两种酵母菌在单独培养和混和培养中增长的观测值和计算值

Schizosaccharomyces 'Kephir'				
酵母菌的体积 (任意单位)				
	单独培养		混和培养	
小时	观测值	计算值	观测值	计算值
0	0.45	0.45	0.45	0.45
6	—	0.60	0.291	0.59
16	1.00	0.95	0.98	0.81
24	—	1.34	1.47	0.88
29	1.70	1.64	1.46	0.89
48	2.73	3.04	1.71	0.89
53	—	3.44	1.84	0.89
72	4.87	4.72	—	—
93	5.67	5.51	—	—
117	5.80	5.86	—	—
141	5.83	5.96	—	—
Saccharomyces cerevisiae				
	单独培养		混和培养	
小时	观测值	计算值	观测值	计算值
0	0.45	0.45	0.45	0.45
6	0.37	1.72	0.375	1.70
16	8.87	8.18	3.99	7.56
24	10.66	11.83	4.69	10.86
29	12.50	12.46	6.15	11.47
40	13.27	12.73	—	11.75
48	12.87	12.74	7.27	11.77
53	12.70	12.74	8.30	11.77

6.4 矩阵模型

建立种群动态模型的另一个重要方面是年龄分布的影响，它表明种群属于各个年龄组的比例。图 6.9 显示了典型的年龄分布曲线。

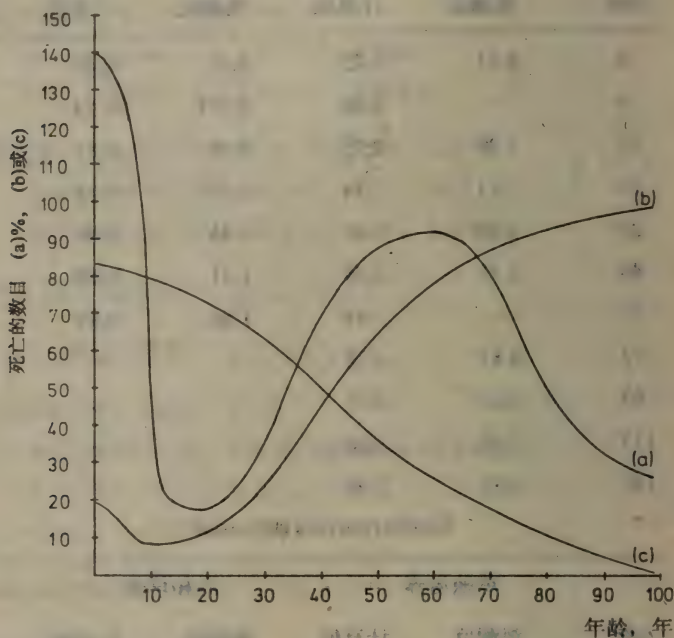


图6.9 典型的年龄分布曲线(a)，死亡的频率分布(b)，在各年龄组增长中的死亡力(c)，各年龄组的存活率。

具有同样的 l_x 和 m_x 值但年龄分布不同的两个种群，增长会很不同。如果种群具有不变的 l_x 和 m_x 栏，它最终会达到稳定的年龄分布，这意味着每一年龄组中的个体百分数保持不变。补充到每个年龄组的正好被死亡和老化的损失所抵消。

方程(6.6)、(6.12)、(6.14)，和(6.15)假设种群具有稳定的年龄分布。内禀增长率 r 、世代时间 T 和生殖值 V_x 在概念上与年

龄分布无关，但可能对具有不同年龄分布的同一物种的种群是不同的。因此，在前两节中介绍的模型不需要考虑年龄分布，虽然，在实际情况中，参数反映了实际的年龄分布。

Lewis 和 Leslie (1942) 提出了预测未来年龄分布的模型。种群被划分成 $n+1$ 个相等年龄组——0, 1, 2, 3, 4, ..., n 组。然后用下述矩阵方程来表达该模型：

$$\begin{bmatrix} f_0 & f_1 & f_2 & \dots & f_{n-1} & f_n \\ p_0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & p_1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & p_{n-1} & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} n_{t,0} \\ n_{t,1} \\ n_{t,2} \\ \vdots \\ \vdots \\ n_{t,n} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} n_{t+1,0} \\ n_{t+1,1} \\ n_{t+2,2} \\ \vdots \\ \vdots \\ n_{t+n,n} \end{bmatrix} \quad (6.32)$$

在时间 $t+1$ 时各年龄组中的个体数目是把时间 t 时这些年龄组中的个体数乘一矩阵得到的，该矩阵表达了各年龄组的生育力和存活率。 $f_0, f_1, f_2, \dots, f_n$ 给出第 i 年龄组中的繁殖， $p_0, p_1, p_2, p_3, \dots, p_n$ 代表第 i 年龄组中一个个体将存活到第 $i+1$ 年龄组的概率。

模型可用下式表示：

$$A \cdot a_t = a_{t+i} \quad (6.33)$$

其中 A 是矩阵， a_t 代表时间 t 时种群年龄结构的列向量， a_{t+i} 代表时间 $t+i$ 时年龄结构的列向量。这个方程可以广延来预测 k 时期后的年龄分布。

$$a_{t+k} = A^k \cdot a_t \quad (6.34)$$

矩阵 A 有 $n+1$ 个可能的特征值和特征向量。最大的特征值 λ 和相应的特征向量这两者在生态学上都是有意义的。 λ 给出了种群大小的增长率：

$$A \cdot v = \lambda v \quad (6.35)$$

其中, v 是稳定的年龄结构, $\ln\lambda$ 是内禀自然增长率。显然, 相应的特征向量表明种群的稳定结构。

例 6.2

Usher (1972) 给出一个使用矩阵模型的例子是很能说明问题的。该模型是根据 Laws (1962) 和 Ehrenfeld (1970) 提供的蓝鲸在灭绝和存活率急剧改变之前的数据。

特征值可以用来找出能从种群中去除的个体数目, 使得每个年龄组仍维持相同的数目。可以证明, 下述方程是有效的:

$$H = 100 \left(\frac{\lambda - 1}{\lambda} \right)$$

其中 H 是种群中可以去除的百分数。

蓝鲸在 4~7 岁之间达到成熟。它们的妊娠期为一年左右。每胎一仔, 哺乳期大约七个月。每个雌体两年平均生产不超过一仔。雌雄比例大致相等。最初 10 年中, 每两年的存活率大约是 0.7, 12 岁以上鲸的存活率是 0.78。把种群划分成 7 个组, 前 6 个组的时间单位为 2 年, 12 岁和 12 岁以上的为第 7 组。第 1 和第 2 组的生育力大约是零。第 3 组的生育力是 0.19, 第 4 组是 0.44。8~11 岁年龄的生育力达到最高值 0.50。最后一组的生育力是 0.45。

找出内禀自然增长率、鲸种群的稳定结构和维持稳定种群大小而可以捕获的数量。

解:

特征值既可以用迭代法, 也可以用鲸数目(总的或者每个年龄组分开的)对时间的坐标图来找出。该图的斜率在稳定期后相应于内禀增长率 r , 或 $\ln\lambda$ 。使用这些方法, 找出了 $r=0.0036$ / 年或 $\lambda=1.0036$ (一年) 或 $1.0036^2=1.0072$ (两年)。应用方程 (6.35) 找出相应的特征向量, 是:

$$a = [1000, 764, 584, 447, 341, 261, 885]$$

由于 Leslie 矩阵是:

$$\begin{bmatrix} 0 & 0 & 0.19 & 0.44 & 0.50 & 0.50 & 0.45 \\ 0.77 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.77 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.77 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.77 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.77 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.77 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.77 \end{bmatrix}$$

可以从种群中捕获的数量估计是:

$$H = 100 \frac{\lambda - 1}{\lambda} \% = 0.71\% \quad \text{每两年或} 0.355\% \text{ 每一年}$$

如果捕获量超过这个值, 种群就会下降。一般来说, 由于生育力的高度敏感性, 建立 r 对策的种群模型比 K 对策的种群模型可能更困难。对后代的数目可能了解得很清楚, 但是, 难以预测包括在第一年龄组的存活数 (新生个体的数目)。这是鱼类种群动态的中心问题, 因为它代表种群大小的自然调节 (Beyer, 1981)。

Beverton 和 Holt (1957) 提出下述(新个体)补充量方程:

$$R = \left(\frac{E}{E + y R_{\max}} \right) R_{\max} \quad (6.36)$$

其中, 当卵产量 E 增加时, 新生个体的数目 R 增加, 趋于渐近水平 R_{\max} 。

Ricker (1954) 提出了另一方程, 其中当卵产量减少时, 新生个体的数目从最高水平趋于零:

$$R = R_1 \cdot E e^{-R_2 \cdot E} \quad (6.37)$$

这里, R_1 和 R_2 是常数。用成体的同类相食来解释补充的下降。

图 6.10 显示了这两种不同方法的图形表示。

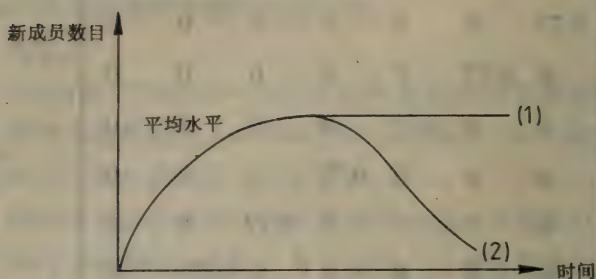


图6.10 补充曲线。(1) 是Beverton和Holt的方程, (2) 是Ricker的方程。

对补充模型的需要是明显的, 在渔业管理模型中, 投入了很多力量以取得对这个过程的更佳定量描述。可以参考 Beyer 和 Sparre (1983) 的文献。

种群模型往往与生长模型结合, 力图预测个体的生长。由于种群模型给出数量, 而生长模型给出重量, 所以不同年龄组的总生物量是很容易找到的。

Von Bertalanffy 方程广泛用于描述鱼类的生长, 它组成了经典 Beverton-Holt (1957) 单种模型的生长元素:

$$\frac{dw}{dt} = Hw^{2/3} - kw \quad (6.38)$$

其中, w 是重量, H 和 k 是常数。

$2/3$ 这个值是根据假设, 肠子的面积是与体表面积成正比的, 因此与重量成 $2/3$ 之比。相似的关系已在 2.7 节参数估计中提到, 正如已发现的, 许多参数与有机体的表面积有密切关系, 这也近似地与重量的 $2/3$ 相联系。

方程(6.38)可以得到解析解:

$$w(t) = w_{\infty} (1 - \exp(-K(t - t_0)))^3; \quad w_{\infty} = \left(\frac{H}{k}\right)^3, \quad K = \frac{k}{3} \quad (6.39)$$

重量的增长可以推导成长度 l 的增长, 按照相似身体假设:

$$l(t) = L_{\infty}(1 - \exp(-K(t - t_0))); \quad L_{\infty} = \frac{H}{kq^{1/3}}, \quad K = \frac{k}{3} \quad (6.40)$$

q 是条件因子。对普通形状的鱼, $q = 0.01 \text{ g/cm}^3$ 。Von Bertalanffy 方程是 Ursin (1967, 1979), Andersen-Ursin (1977) 提出的较一般生长模型的特殊形式:

$$\frac{dw}{dt} = Hw^m - kw^n - \text{out}_{\text{spawn}}(t) \quad (6.41)$$

其中, H 、 m 、 k 和 n 是常数, $\text{OUT}_{\text{spawn}}(t)$ 给出成熟雌体在时间 t 的排卵率。

图 6.11 说明了北海鲱鱼由于产卵和生长率方面的差异而有季节性变化的增长。光滑曲线根据 $w(t) = 262(1 - \exp(-0.46t))^3$ 算得。这些简单的生长式满意地描述了生长, 如果产卵项包括在内, 就更有可能精确地描述所观察到的季节变化。

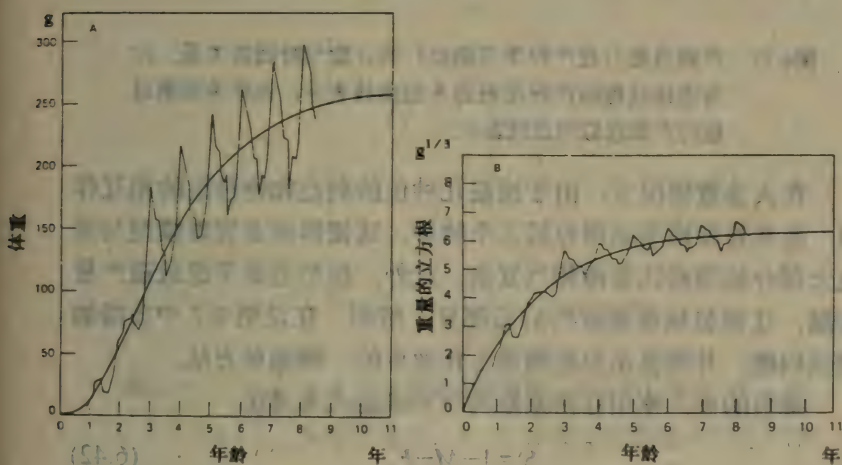


图6.11 北海鲱鱼 (*Clupea harengus*) 由于产卵和生长率方面的差异而具有季节性变化的增长。

观察显示 (见图 6.12) 鱼的平均产卵率逐渐增加到最大, 大约出现在年龄 t_s , 此后, 开始变平直到再次达到零。对时间作图时, 由产卵导致的累积体重损失是一条 S 型曲线。

图 6.13 说明复杂性递增的五条不同生长曲线的区别。通常, 模型的选择总是取决于可得到的数据和模型的意图。曲线 A、B 和 C 上面已提到。曲线 D 考虑了连续产卵, 使用 22 天内完成 68% 产卵的高斯表达式。最后, 曲线 E 考虑了 H 和 k 的温度制约, 它与观测一致。引进了类似于图 6.14 所示的温度响应。

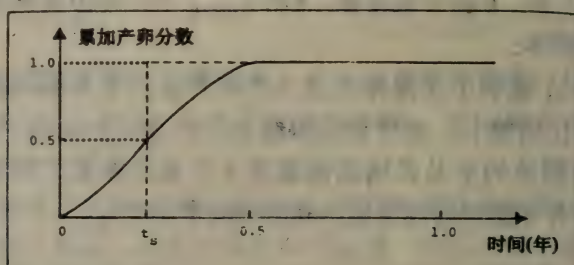


图6.12 产卵总数 (在产卵季节期间) 的分数与时间的关系。作为连续过程的产卵用粗的 S 型曲线表示, 而作为间断过程的产卵近似用虚线表示。

在大多数情况下, 由于捕获几种鱼的利益和物种间的相互作用, 渔业管理模型必须包括几个物种。这使得渔业管理模型与其他大部分模型相比变得相当复杂。此外, 模型也要考虑最适产量问题, 这将包括在本章的后面部分。然而, 在说明 6.2 中会接触到该问题, 并将显示包括捕鱼工作效应的一种简单方法。

捕鱼的死亡率用存活系数的下列表达式来考虑:

$$S = 1 - M - F, \quad (6.42)$$

其中, S 是存活系数, M 是自然死亡率, F 是捕捞造成的死亡率。 M 和 F 两者都用每单位时间步内移去的分数表示。

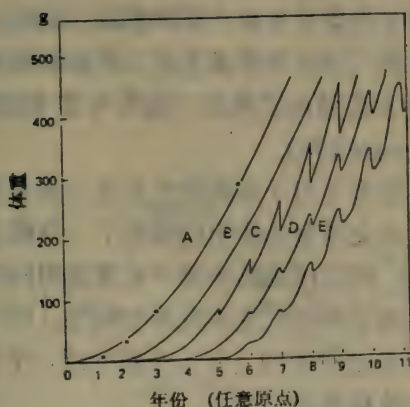


图6.13 北海蝶鱼 *Pleuronectes platessa*。从左到右复杂性递增的五条生长曲线。A: Beverton 和 Holtc (1957) 的 Von Bartalanffy 曲线。在曲线 B~E 中, 调整了指数使与呼吸实验一致。B: 同类相食中隐含的产卵。C: 一年一次的瞬间产卵。D: 两个月的连续产卵。E: 同曲线 D, 但考虑了季节性温度变化。

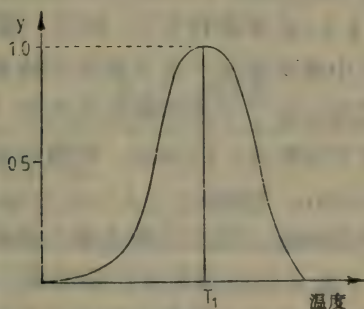


图6.14 $y = \frac{H}{H_{\max}}$ 或 $\frac{k}{k_{\max}}$ 为温度的函数。 T_1 是相应于 $H = H_{\max}$ 和 $k = k_{\max}$ 的最适温度, T_1 对 H 和 k 可能是不同的。注意, $T > T_1$ 时的移动比 $T < T_1$ 时更急剧。

这种简化是可能的, 因为年份组和时间步包含相同的时间周

期。

这例子也包括了水质对鱼死亡率的影响。氧浓度、氨浓度和温度都会影响死亡率。使用表格或方程，把影响结合进模型。包含死亡过程的这种方法是确定性的。也有可能考虑随机死亡率，可参考 Beyer 和 Sparre 1983。

原则上，渔业模型与用于林业和农业这一类可更新资源的其他模型没有区别。渔业模型的使用已说明了一些概念。因为模型已广泛用于该领域，所以使用具体例子更能说明问题。不过，相同的基本思想可以用于所有可更新资源的模型，同时，对下一节介绍的概念也是有效的，下一节将介绍一个比说明 6.2 中介绍的更为详细的收获模型。

说明 6.2

维多利亚 (Victoria) 湖的渔业模型

参考 Jørgensen 等, 1983。

许多年来，维多利亚湖的渔业同稳定鱼类种群近似于平衡；（渔业统计，见 Bergstrand 等，1971；Chilver 等，1974；Garrod，1960 和 EAFR 年度报告）。然而，随着该地区人口的增长，今后若干年中维持最适产量并避免过捕是很重要的。

在这方面，已经讨论了采用消除食肉类鱼（包括几十年前引入维多利亚湖的尼罗河鲈鱼）的办法，把渔业集中到食草鱼类是否会有好处 (Hamblyn, 1966)。

为了解决这样的问题，提出了维多利亚湖的渔业模型。

图 6.15 显示了维多利亚湖的简化食物网。两种食草鱼，鲟鲑和罗非鱼，在密度和渔业上都是优势种。由于食肉鱼对渔业的重要性不大（大约 12%），只有两个种占优势，即 Bagrus 和尼罗河鲈鱼，所以把它们归并在一起。与温带或亚热带地区的湖泊比较，维多利亚湖中的浮游动物起的作用较小。渔业模型是一个综合模型的子模型，综合模型给出有关浮游植物和浮游动物浓度的信息[主要根据 Jørgensen 等(1978)和 Jørgensen(1976)发表的

模型原理的一个富营养化模型，也可参考第七章]。富营养化模型提供了作为时间函数的浮游植物与浮游动物的有关信息。

鱼类子模型中的状态变量是平均一轮年绚鲑、罗非鱼和食肉鱼类每个年龄组（1 年龄组 = 1 轮年 = 6 个月）的重量和每立方米中的数目。

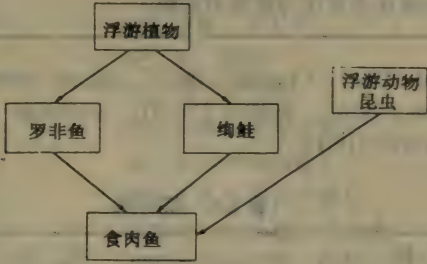


图 6.15 模型中所考虑的鱼类组之间的关系和它们的摄食关系。

最近几十年的细致研究已提供了有关维多利亚湖中的鱼类物种特征的信息，这些特征作为表函数出现在模型中。表 6.5 列出了这些表，也有信息来源的参考文献。表 6.6 列出了所用的符号。

表 6.5 程序表

- 1) 罗非鱼的长度 / 重量关系。
- 2) 罗非鱼的可繁殖雌鱼比率作为重量的函数。
- 3) 罗非鱼和食肉鱼的死亡温度系数作为温度的函数。
- 4) 鱼类的死亡氧系数作为氧浓度的函数。
- 5) 鱼类的死亡 pH 系数作为 pH 的系数。
- 6) 罗非鱼的生长温度系数作为温度的函数。
- 7) 食草种的生长摄食系数作为浮游植物 / 鱼比率的函数。
- 8) 3 组鱼中每组的网眼大小与鱼长度之间的关系。
- 9) 食肉鱼的生长摄食系数作为猎物 / 捕食者比率的函数。
- 10) 食肉鱼的生长温度系数作为温度的函数。

- 11) 食肉鱼的长度 / 重量关系。
- 12) 食肉鱼的可繁殖雌鱼的比率作为长度的函数。
- 13) 绚鲑的可繁殖雌鱼的比率作为长度的函数。
- 14) 绚鲑的死亡温度系数对温度。
- 15) 绚鲑的生长温度系数作为温度的函数。

注: Cridland (1960), Cridland (1962), Garrod (1959), Greenwood et al. (1965), Jackson (1970), Roberts (1974), Ssebtongo (1972), Welcomme (1970), Yanni (1970~1971)。

表 6.6 符号表

符 号	单 位	定 义
CATCH(t)	轮年 ⁻¹	实际捕捞对时间
CC(K)	—	捕捞率, 食肉鱼
CH(K)	—	捕捞率, 绚鲑
CT(K)	—	捕捞率 罗非鱼
FC(t,k)	—	生育力, 食肉鱼
FGPC	—	生长因素对猎物 / 捕食者比率, 食肉鱼
FGPH	—	生长因素对浮游植物 / 食草鱼比率, 食草鱼
FGTC	—	生长因素对温度, 食肉鱼
FGTH	—	生长因素对温度, 绚鲑
FGTT	轮年 ⁻¹	生长因素对温度, 罗非鱼
FH(t,k)	—	生育力, 绚鲑
FMN	—	死亡因素, 氨
FMO	—	死亡因素, 氧
FMPH	—	死亡因素, pH
FMTH	—	死亡因素对温度, 绚鲑
TMTT	—	死亡因素对温度, 罗非鱼
FT(K)	—	生育力, 罗非鱼
HERB	gww / m ³	食草鱼的总密度
K	—	组指数
LC(K)	cm	长度, 食肉鱼

(续表)

符 号	单 位	定 义
LH(I)	—	长度, 绚鲑
MC	—	死亡率, 食肉鱼
MCC	—	死亡系数, 食肉鱼
MCH	—	死亡系数, 绚鲑
MCT	—	死亡系数, 罗非鱼
MH	—	死亡率, 绚鲑
MT	—	死亡率, 罗非鱼
NC(t,K)	l/m^3	单位水体中食肉鱼数目
NH(t,K)	—	单位水体中绚鲑数目
NT(t,K)	—	单位水体中罗非鱼数目
NLC	英寸	网眼大小对长度, 食肉鱼
NHL	—	网眼大小对长度, 绚鲑
NLT	—	网眼大小对长度, 罗非鱼
PCATCH(t)	gww/m^3	一定对策的潜在渔捕量
PH	—	pH
PHYT	gDM/m^3	浮游植物浓度
PREY	gww/m^3	被第 K 组食肉鱼捕食的猎物
PRH(t,k)	—	对绚鲑的捕食率
PRT(t,k)	—	对罗非鱼的捕食率
RFLC	—	可繁殖雌鱼对长度的比率, 食肉鱼
RFLH	—	可繁殖雌鱼对长度的比率, 绚鲑
RFWT	—	可繁殖雌鱼对重量的比率, 罗非鱼
SURVC	—	存活系数, 食肉鱼
SURVH	—	存活系数, 绚鲑
SURVT	—	存活系数, 罗非鱼
TEMP	度 · C	温度
t	年	按年月顺序的时间
VOL	m^3	湖泊容积
WC(t, k)	gww/F	一条鱼的重量, 食肉鱼
WH(t, k)	gww/F	一条鱼的重量, 绚鲑
WLC	—	重量对长度, 食肉鱼
WLT	—	重量对长度, 罗非鱼
WT(t, k)	—	一条鱼的重量, 罗非鱼

鲟鲑的长度与重量之间的关系没有用表来显示，但可利用下式：

$$WH(k) = 0.02 LH(k)^{3.18} \quad (6.43)$$

每个年龄组每立方米公斤的鱼密度当然很容易根据每立方米中鱼的数目得出，只要乘上一条鱼的重量。

时间为 $t+1$ 时，年龄组为 k 的罗非鱼平均数目，可根据下式得出：

$$NT(t+1, k) = NT(t, k-1)ST(t, k-1) \quad k > 2 \quad (6.44)$$

其中(与方程(6.42)比较)

$$ST(t, k-1) = 1 - MT(t, k-1) - PRT(t, k-1) - CT(t, k-1) \quad (6.45)$$

(存活系数) (死亡率) (捕食率) (捕捞率)

对第一个年龄组：

$$\begin{aligned} NT(t+1, 1) &= NT(t, 2) \cdot FT(t, 2) + NT(t, 3) \cdot FT(t, 3) \dots \\ &= \sum_{i=2}^{i=k} NT(t, k) FT(t, k) \end{aligned} \quad (6.46)$$

相应的方程对鲟鲑和食肉鱼有效，除了在食肉鱼情况下，没有捕食项(方程(6.45)中的 PRT)。

生长方程是：

$$LT(t, k) = 39(1 - \exp(-FGPH \cdot FGTT(k+0.25))) \quad (6.47)$$

鲟鲑

$$LH(t, k) = 20(1 - \exp(-FGPH \cdot FGTH(k+0.18))) \quad (6.48)$$

食肉鱼

$$LC(t, k) = 82.5(1 - \exp(-FGTC \cdot FGPC(k+0.415))) \quad (6.49)$$

年龄组为 k 的罗非鱼的生育力可按下式得出：

$$FT(t, k) = 32.7 WT(t, k) \cdot NT(t, k) \cdot RFWT(t, k) \cdot SURVT \quad (6.50)$$

其他两类鱼的方程是类似的，但鲟鲑用 33.0，而不是 32.7。死

亡率按下式计算:

$$MT(t, k) = MCT \cdot FMN \cdot FMO \cdot FMPH \cdot FM TT \quad (6.51)$$

而鲑和食肉鱼有相应的表达式。PREY (t, k) 定义为

$$PREY(t, k) = \sum_{i \in I} NH(t, k) \cdot WH(t, i) + \sum_{j \in J} NT(t, j) \cdot WH(t, j) \quad (6.52)$$

其中, 指标集 I 和 J 分别满足:

$$I = i 0.11 \cdot WC(t, k) < WH(t, i) < 0.33 WC(t, k) \quad (6.53)$$

$$J = j 0.11 WC(t, k) < WT(t, j) < 0.33 WC(t, k) \quad (6.54)$$

这是用数量表示这样的观点: 只有重量在一定范围内的食草鱼才被第 k 组食肉鱼消耗。捕食率是:

$$PRT(t, k) = \frac{4.8}{PREY(t, k)} \left(\sum_{m \in M} NC(t, m) \cdot WC(t, m) - \sum_{n \in N} NC(t-1, n) \cdot WC(t-1, n) \right) \quad (6.55)$$

其中, 指标集 M 和 N 是:

$$M = m 0.11 WC(t, m) < WT(t, k) < 0.33 WC(t, m)$$

$$N = n 0.11 WC(t-1, n) < WT(t, k) < 0.33 WC(t-1, n)$$

表达了第 k 组的草食鱼只能被重量在一定范围内的食肉鱼消耗。方程 (6.55) 中的括号代表了食肉鱼生物量由于消耗而发生的变化率。数字 4.8 是产量因子。类似的表达式用于鲑。

渔业政策是模型的强制函数。它是用两个函数来表达的:

- 1) 六个月期间的总捕量作为时间的函数(CATCH (t)),
 - 2) 渔网的大小。渔网大小用表(见表 6.5)化成长度和重量。
- 一定类型网的最大潜在捕捞量是这样计算的:

$$PCATCH(t) = \sum_{k \in K} g \cdot NT(t, k) \cdot WT(t, k) + \text{corresp} \quad (6.56)$$

其中, 指标集 K 由两个子集组成:

$$K = K_1 \cup K_2$$

其中, $K_1 = (k, k_{\min 1} < k < k_{\min 2})$ $K_2 = (k, k_{\min 2} < k)$

如果 $k \in K_1$, g 定为 0.5, 否则定为 1.0, $k_{\min 1}$ 和 $k_{\min 2}$ 是 k 的最小值, 分别满足:

$$LT(t, k) > f(\text{网眼大小}) - 3\text{cm}$$

$$LT(t, k) > f(\text{网眼大小})$$

即, 大于等于网眼大小函数的鱼都被捕捞, 稍小于网眼大小函数的鱼以 50% 效率被捕捞, 更小的鱼完全不会被捕捞到。以吨/轮年为单位的实际捕捞率是 $CATCH(t)$, 所以, 相对渔获量可表达为

$$\frac{10^6 \cdot CATCH(t)}{VOL \cdot PCATCH(t)} \quad (6.57)$$

当 $k \in K_2$ 时, 等于 $CT(t, k)$, 而当 $k \in K_1$ 时, 等于 $2CT(t, k)$ 。

其他两种鱼可给予相应的考虑。因为这是单一种群模型, 物质守恒原理不适用, 但可容易地计算物质平衡, 以用于总模型。

利用渔业和种群资料, 可校准模型。校准中包括下列参数: MCC, MCH, MCT, SURVC, SURVH 和 SURVT。

该模型是以渔业和实际生活在湖中的物种的综合知识为基础的。生长率、死亡率、生育力、对 pH、温度和其他外部因子的敏感性, 以及其他有关的信息是可以得到的。

校准是根据渔业统计和底部拖网的结果, 这些结果是最近由 EAFRO 发表的。

6.5 收获模型

几十年前, 当人类尚未威胁可更新资源量时, 最适产量问题是易于解决的。收获量 H 近似地与捕获力 e 和丰盛度 (鱼的密度) A 成正比:

$$H = keA \quad (6.58)$$

或者, 每单位捕捉力的收获量是与丰盛度成正比的:

$$H/e = kA \quad (6.59)$$

系数 k 在渔业模型中称为可捕获系数。

只要 H 对 A 的大小没有影响, 问题是简单的: 增加捕获力的代价会比收获增加的价值更少吗? 往往, 捕获力的代价会比捕获力增加更快, 见图 6.16, 而最适收获量是根据捕获力得出的, 也就是, 代价/捕获力曲线上的斜率相等与收获价值/捕获努力曲线上的斜率。如果一个单位收获的价值是 V , 后一曲线相应于方程:

$$HV = keAV \quad (6.60)$$

曲线的斜率是 kAV 。也可见图 6.16。

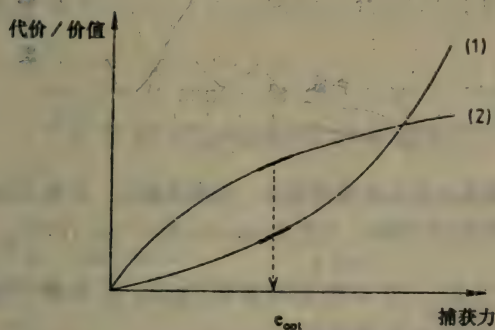


图6.16 捕获力的代价与捕获力的关系(1), 收获的价值与捕获力的关系(2)。 $A+e=e_{opt}$, 两条曲线的斜率相等, 相应于最适捕获力。

最近几十年期间, 人类加速了对可更新资源的开发利用, 导致了可更新资源的衰退。北海的渔业是一个很能说明问题的例子。

增强捕获力有两个效应:

1) 捕获力已达到显著影响资源丰盛度的水平。这意味着: 因为 A 减少了, H/e 就下降, 见方程(6.58)。

2) 捕获力甚至达到了更新率降低的水平。由于后代的数目取决于可生育个体的数目, 这种关系是明显的。

遗憾的是, 这种效应有一定的时滞。如果反馈是立刻的, 需要更好管理更有说服力。

图 6.17 清楚地说明对北海鲱鱼和鲈鱼资源的这种效应。第一种效应是较容易考虑的, 我们借助于渔业管理问题来说明它, 见 Beyer-Sparre, 1983。

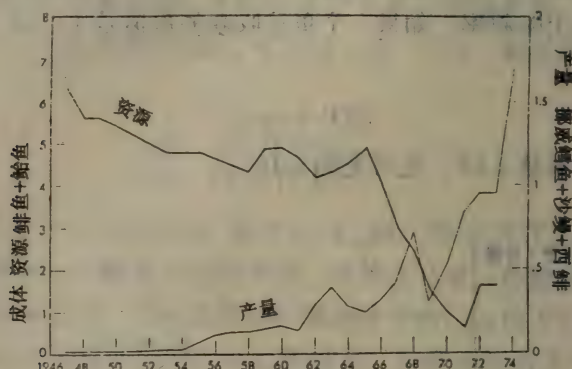


图6.17 北海鲱鱼和鲈鱼的资源衰退, 和挪威鳕鱼、沙鳟与西鲱的渔业发展(百万吨)。引自 Andersen 和 Ursin (1977)。

在补充时间 t_r 时, 令补充量的数目为 R 。在年龄 t 时的存活数 $N(t)$ 可以按下述微分方程得出:

$$dN(t)/dt = -Z(t) \times N(t) \quad (6.61)$$

其中, $Z(t)$ 是在时间 t 时, $N(t)$ 的死亡率。区分出渔捕死亡率 $F(t)$ (或渔捕死亡率的瞬时系数), 和自然死亡率 $M(t)$ (或自然死亡率的瞬时系数)。这意味着:

$$Z(t) = F(t) + M(t) \quad (6.62)$$

$$dN(t)/dt = -(F(t) + M(t))N(t) \quad (6.63)$$

如果将(6.61)式从 t_r 到 t 积分, 得

$$N(t) = R \cdot \exp\left(-\int_{t_r}^t z(t)dt\right) \quad (6.64)$$

或者, 如果 $Z(t)$ 是常数 Z :

$$N(t) = R \cdot \exp(-Z(t - t_r)) \quad (6.65)$$

令 $C(t)$ 为从 t_r 到 t 的捕获量, 那么

$$dC(t)/dt = F(t)N(t) \quad (6.66)$$

$$C(t) = R \int_{t_r}^t \exp\left(-\int_{t_r}^t z(t)dt\right) dt \quad (6.67)$$

用常数死亡率和刀刃选择的简单模型, 见图6.18, 得到

$$\int_{t_r}^t z(t)dt = \begin{cases} M(t - t_r) & t_r \leq t < t_c \\ M(t_c - t_r) + (F + M)(t - t_c) & t_c \leq t \leq t_\lambda \end{cases}$$

M 显然是固定的死亡率, 对所考虑的 t_r 到 t_c 这个整个时间区间, $M(t) = M$, 而渔捕死亡率对 $t_r < t < t_c$ 是 0, 对 $t_c \leq t < t_\lambda$ 是常数 $F(t) = F$ 。

因此, 在时间 $\lambda = t - t_c$ 期间, 按刀刃选择的捕获的数目是:

$$C(t_\lambda) = R \exp(-M(t_c - t_r)F(1 - \exp(- (F + M)\lambda) / (F + M))) \quad (6.68)$$

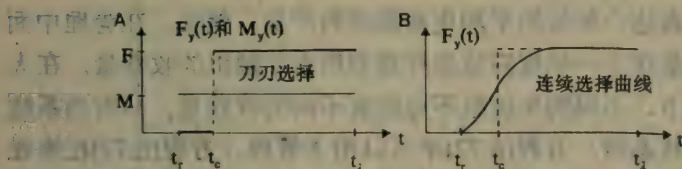


图 6.18 由捕鱼用具引起的死亡率模型(捕鱼用具选择曲线)。

以重量单位表达的捕获量称为收获或产量: $H(t)$ 。得:

$$dH(t) = F(t)N(t)W(t)dt \quad (6.69)$$

$$\text{或} \quad H(t) = R \int_{t_r}^t F(t) \exp\left(-\int_{t_r}^t z(t)dt\right) w(t)dt \quad (6.70)$$

如果假设 Bertalanffy 生长方程, 不变的自然死亡率和刀刃选择, 并为数学上方便把生长方程改写为

$$W(t) = W_{\infty} \sum_{n=0}^3 \Omega_n \exp(-nK(x - t_0)) \quad (6.71)$$

其中, $\Omega_n = 1$, $\Omega_1 = -3$ 和 $\Omega_2 = -1$, 得到 Beverton 和 Holt 产量方程:

$$H(t) = WFR + \sum_{n=0}^3 \Omega_n \exp(-nK(t_c - t_0)) \times (1 - \exp(-(F + M + nK)\lambda)) \quad (6.72)$$

使用了下述符号:

R^+ = 在年龄 $t_c = R \exp(-M(t_c - t_r))$ 时, 补充的数目

t_r = 补充的年龄

t_c = 第一次捕获时的年龄

t_{λ} = 最大年龄 $\lambda = t - t_c$ = 可渔捕的平均生命期 W_{∞} , K 和 t_0 是 Bertalanffy 生长参数, F = 渔捕死亡率, $t > t_c$ (刀刃选择), M = 自然死亡率(常数)。

在年龄 t 时的存活个体数 $N(t)$ 是

$$N(t) = R^+ \exp(-Z(t - t_c)) \quad (6.73)$$

这些方程表达一年份组平均生命期间的产量。然而, 在管理中面临的问题是在下一年度应该怎样规划所有年龄组的收获量。在大多数情况下, 不同的年份组不可能有不同的收获量。只有当系统处于稳定状态时, 方程(6.72)才可以用于管理。方程(6.72)在渔业生物学中已应用多年了, 其假设是鱼群资源充分接近稳定状态, 使方程近似合理。

Beverton 和 Holt 的产量 / 补充量方程是:

产量 / 补充量 = $W_{\infty} F \exp(-M(t - t_c))$

$$\times \sum_{n=0}^3 \frac{\Omega_n \exp(-nK(t_c - t_0))}{F + M + nK} \times (1 - \exp(-(F + M + nK)\lambda)) \quad (6.74)$$

通常, 方程(6.74)应用于由收获(渔业)引起的死亡率的不同模型。

图 6.19 显示了方程(6.74)的 H/Y 对 F 的关系曲线。图 6.19A 显示了速生种的渔捕强度应该比慢生种的大。图 6.19B 表示只捕较大的鱼可能更有利，即选择较大网眼的捕鱼用具。当然，这一陈述只对 t_c 值的一定范围是正确的。

H/R 达到最大时的 F 值称为 F_{\max} ，其产量称为最大持续产量(MSY)。

对北大西洋的许多鱼类资源来说， F 已大大超过 F_{\max} 。生物学者已建议减少渔业，国际渔业管理机构在一定程度上采纳了这个意见。图 6.20 显示北海牙鳕的 Y/R 曲线，按照这些结果，捕捞力应减少到 1978 年水平的 40%，其他鱼种，如北海鳕鱼和黑线鳕，也获得了相似的结果。

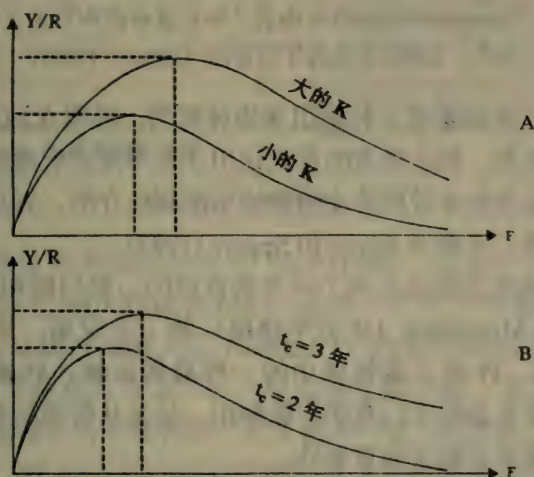


图 6.19 Beverton 和 Holt 产量 / 补充量曲线的假设例子。

详细解释见正文。

上面介绍的 Beverton-Holt 模型受到的主要批评是没有考虑鱼种之间的相互作用。这模型应用到象鳕鱼和牙鳕这样一类食肉鱼是成问题的，由于这些食肉鱼类吃其他的重要经济鱼类 (Daan 1975, Jones 1978, Ursin 1979 和 Sparre 1979)。

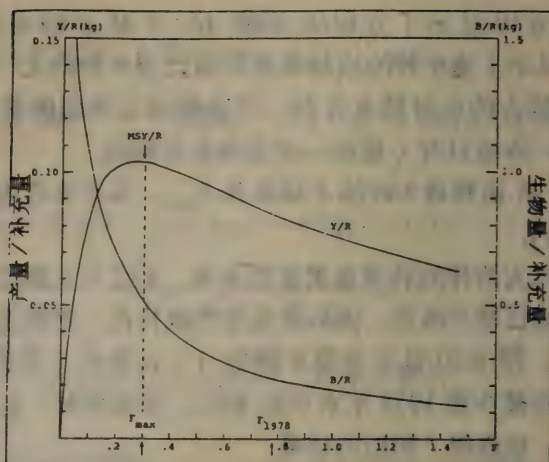


图6.20 Beverton和Holt的生物量 / 补充量曲线和产量 / 补充量曲线。本例涉及北海牙鳕资源 (Anon, 1980)。

因此，有必要建立和使用多物种模型。说明 6.2 已介绍了一个多物种模型，但这模型的形式比用于北海渔业管理的多物种模型简单。北海渔业管理的多物种模型不在此介绍，有兴趣于熟悉细节的读者，可参考 Beyer 和 Sparre (1983)。

很多研究力量投入到了可更新资源的一般问题和最佳控制。Ecological Modelling (生态学建模) 的一个专集，第 14 卷，3 ~ 4, 1982, 评述了该领域中的一些最新贡献。问题是有意义的，并需要复杂的专门数学方能解出，但是从管理的观点看，解决这些问题具有很大的重要性。

在此介绍解决这些问题的目前手段与技巧，可能离题太远。不过，使用比较简单的例子来说明这种关系中稳定性概念的重要性，还是合适的。

考虑被捕食者 X_1 和捕食者 X_2 都以固定产量被收获。下述方程可能对这种情况是有效的：

$$\dot{X}_1 = r_1 X_1 (1 - X_1 - v X_2) - r_1 Y_1 \quad (6.75)$$

$$\dot{X}_2 = r_2 X_2 (1 - X_2 / X_1) - r_2 Y_2 \quad (6.76)$$

其中, r_1 、 r_2 和 v 是参数。 $r_1 Y_1$ 和 $r_2 Y_2$ 分别是被捕食者和捕食者的固定产量。图 6.21 中曲线 CD 为每个 Y_2 值给出了 Y_1 的绝对最大持续值, 反之亦然。

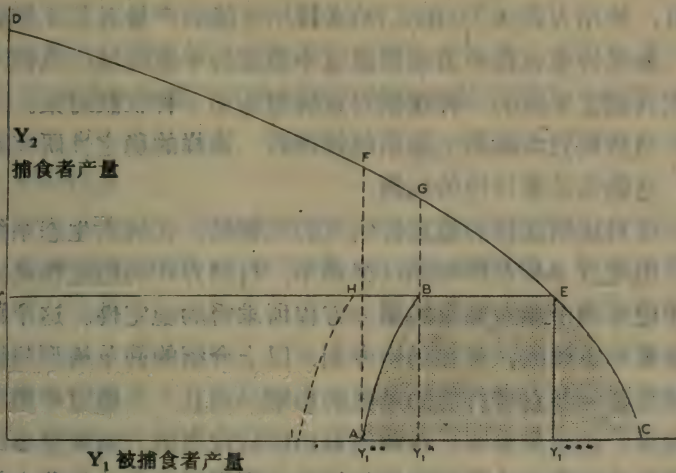


图 6.21 被捕食者产量。

这曲线取自 Beddington 和 May (1980)。这是在 $Y_2 = \text{常数}$ 的约束下, 使 Y_1 极大化而获得的, 或者, 在 $Y_1 = \text{常数}$ 的约束下, 使 Y_2 极大化而获得的。位于曲线 CD 之内的所有成对的 Y_1 和 Y_2 值相当于联合的持续产量, 对这些持续产量, 至少存在一对被捕食者和捕食者平衡种群, 但平衡不一定是稳定的。如果平衡种群是 X'_1 和 X'_2 , 那么稳定平衡的条件是稳定性矩阵的特征值具有负的实值, 这时

$$r_1(1 - 2X_1 - vX_2) + r_2(1 - 2X_2 / X_1) < 0 \quad (6.77)$$

$$vX_2^2 + (1 - 2X_1 - vX_2)(X_1 - 2X_2) > 0 \quad (6.78)$$

举例来说, 如果捕食者产量是 Y_2^+ , 曲线 AB 代表会产生稳定平衡的最大被捕食者产量, 见图 6.21。如果 r_2 / r_1 小的话, 条件(6.77)就变得重要了。该比例愈小, 曲线 AB 更向左移。如果被捕食者产量是在 Y_1^+ 和 Y_1^{++} 之间, 见图 6.21, 曲线 AB 当然也

代表可产生稳定平衡的最小捕食者产量。

因此，对在图 6.21 上阴影区 ABEC 内的产量对来说，存在一个平衡，但它是不稳定的。

根据这，我们了解到需要区分稳定的平衡与不稳定的平衡，并且，使用方程(6.75)和(6.76)来找出可能的产量对是不够的。此外，如果转变收获对策需要通过不稳定的平衡区域，我们不一定能把具稳定平衡的一种收获对策转变为另一种收获对策。

当涉及到实际的生态系统管理时，这样的稳定性研究是否适用，这确实是要讨论的问题。

反对应用这样的稳定性研究的论据是，在现实生态系统情况中，出现许多相互作用和反馈调节，自然界中的稳定性是完全不同于使用两个相对简单的微分方程所求得的稳定性。这个论据当然是很有道理的，但在另一方面，以上介绍的简单模型将说明对被捕食者和捕食者种群的最强的影响，而且，不稳定平衡存在于自然界，这也是事实。在得出最后的结论之前，需要更多的模型结果与自然界中的观测之间的比较。到那时，会认清稳定性研究的结果，但只能初步使用结果，结论还会受到合理的怀疑。

第 6 章问题：

1. 一种群具有每天 0.15 的增长率和每公顷 200 公斤生物量的环境负荷量。初始密度是每公顷 10 公斤生物量。假设种群遵循逻辑斯蒂增长。要达到环境负荷量的 99%，需要多长时间？

2. 一个鱼类种群可以分成 4 个年龄组。年龄组 2 和 3 每年产生 2000 补充个体。这两个年龄组的死亡率是 0.3，年龄组 1 和 4 的死亡率是 0.5。建立该鱼类种群的矩阵模型，找出特征值和特征向量，并且估计能维持初始种群大小而从该种群得到的捕捞量。在 4 个年龄组中的初始个体数是 10^5 ， $5 \cdot 10^4$ ， $3 \cdot 10^3$ 和 $2.5 \cdot 10^3$ 。

(张利权译 陆健健校)

7. 动态生物地化模型

本章介绍一系列动态生物地化模型。在以往十余年间建立了许多这类模型并得到广泛的应用。模型往往归结为一组微分方程，加上若干个代数方程，和一张参数表。很明显，微分方程要求定义初始状态。

本章包括如下生物地化模型：BOD / DO 模型，水文动态模型，富营养化模型、湿地模型，有毒物质模型，空气污染模型，土壤污染模型和植物生长模型。理想地介绍这些模型应该是具体地列出一个简单的和一个复杂的模型以及它的应用范围。但是，这样的话需要几百页篇幅，因而是不可行的。这里试图提出一些简单模型，并向读者介绍一些关键性方程及最常用模型的其他特征。此外，有些表格使读者对可用模型有个印象。全书常用富营养化模型作为建模顺序和建模考虑的例子。这里详细讨论了一个不很复杂的富营养化模型，但没有列出所有的方程。希望能在如何建立和应用生物地化模型以及了解这类模型优缺点方面给读者留下一个良好的印象。也希望读者从而进一步学会评判和理解建模涉及的因素。

没有详细介绍水文动态模型，但顾及到了最常见的情况。把介绍的方程用作生态模型中适当的组份应该是相当容易的。对于空气污染模型、土壤污染模型、植物生长和作物生产模型，介绍了最重要的子模型或模型组合。子模型适当的组合能建成区域总模型，子模型可用这里介绍的，有时也可用没有在这里介绍过的。但那是很少用到的。

介绍的许多模型和模型组合可用于管理。这些方面将在下一章中进一步讨论。

7.1 动态模型的应用

生态系统是动态的系统，因此。建模者的最终目的可能是建立生态系统的动态模型。第 6 章中介绍的种群动态模型着重于子代及各种形式死亡率引起的种群大小的变化。个体生长或年龄级用与生产有关的各种因子来考虑，使用这类模型包括可更新资源管理的模型，在种群水平上，生态系统管理看来是可行的。

本章介绍另一类模型。这类模型已在科学研究和管理中得到广泛的应用。生物地化模型试图抓住生态系统中生物化学和地理化学复合成分的动态。用模型作为控制污染的工具时，它们必须考虑污染物和自然化合物的去向和分布。这需要应用生物地化模型，因为它们把注意力集中于生态系统中各种化合物的处理和转移过程。

现已建立了种群模型和生物地化模型相结合的生态系统综合模型。这在说明 6.2 中提到过。用于生长的食物依赖于生态系统中生物地化循环，生长率依赖于生态系统中一般的生活条件，而这又取决于生物地化循环。通过这样的关系可以使这两类模型结合。

如 2.7 节所指出的，动态模型的构成需要能精致地描述模型动态过程的数据。一般来说，建立一个动态模型比静态模型需要更多的数据。因此，在数据不足的情况下，用不同情况的静态模型刻划出一个平均状况比建立一个不可靠的动态模型好，不可靠的动态模型对最重要的参数含有不确定性。

第一个生物地化模型是 1925 年 Streeter-Phelps 作的 BOD-DO 模型（见 Streeter & Phelps 1925），将在下一节中具体介绍。它十分清楚地说明了生物地化模型的概念。Streeter-Phelps 模型由一个微分方程组成，能解析地解出。

水文动态模型可看作生物地化模型，因为这些模型描述生态系统中重要的成分——水的分布与去向。水文动态模型的输出往

往可用作生态模型中的强制函数。但是，它们不是生态模型，因为它们不说明任何生物过程；然而它们往往与生态模型一起被应用，因为化学化合物和生物的分布依赖于水文动态。在下面的章节里将介绍一些水文动态子模型，它们可用作生态模型中的组份，但水文动态模型超出了本书的范围。

50年代和60年代建立了许多水文动态模型，但一直到60年代后期，还没有建立起复杂的生态管理模型。较复杂的BOD/DO模型和第一个富营养化模型标志着新时代的开始。1968年Chen和Orlob的“一个为营养环境设计的生态模型”一文可在一定程度上看作这个新的生态建模时代开始的关键性文章。

这些模型虽已建立近20年了，但在生态学上很可靠，因为在其数据和复杂性之间有一个合理的平衡。70年代早期计算机技术的进一步发展，使人们很容易建立非常复杂的模型，但数据的数量和质量并没有充分校正和验证，并没有含有允许简化的生态学知识。有了许多状态变量，参数和方程，建立复杂的模型是十分容易的。提供数据校正模型往往更费时间。这些年建立的一些模型很一般化，都具有大量的状态变量和过程方程。但是，70年代的经验证明非常复杂模型不能说明一个已知生态系统类型如湖泊、河流、草地等模型中包括的所有过程。而一个非常简单的模型，能更广泛地应用。因为简单模型包括几个过程，这些过程几乎都是很重要的。

生态建模广泛应用的10年（70年代）得到的经验可总结成如下几点：（也见第2章中的讨论）

1. 要充分了解生态系统以便抓住应在模型反映的主要特征。
2. 模型的范围确定复杂性，这又确定校正和验证所需要的数据的数量和质量。
3. 如果没有可靠的数据可利用，最好用简单的模型而不是用很复杂的模型。

在70年代和80年代早期，人们在建立不同类型生态系统模

型及其许多方面包括许多污染问题在内的过程中获得了经验。建模者也学会了把一个模型应用于另一个生态系统的同样问题时应做哪些修改。可以看到，同一模型不作修改很少能用于另一个生态系统，除非是上面提到的非常简单的模型。越来越多的模型都经过很好的校正和验证。它们往往可用作实际的管理工具，但在大多数情况下，把模型的应用与一般环境问题的充分了解相结合是必需的。就是在模型应用不能得出精确预测的情况下，模型也能用来使管理者看到生态系统对各种管理对策的定量反应。应用模型的科学家发现，模型在指明研究的优先性和抓住生态系统特征方面是非常有用的。

表 7.1 总结了 80 年代以前已用生物地化模型建模的生态系统的类型。试图用 0~5 的等级来表示建模努力。5 表示非常强的建模努力；4 强的建模努力；3 一般建模努力；2 少数几个研究得好的模型；1 一个良好研究的或作了少量不充分校正和验证的模型，0 几乎没有作任何建模努力。

表 7.2 同样总结了到目前为止已建模的环境问题。用同样的等级表示这些问题的建模努力。

表 7.1 用生物地化模型的生态系统

生态系统	建模努力
河流	5
湖泊，水库，池塘	5
河湾	5
海岸区	3
深海	3
湿地	3
草地	4
沙漠	1
森林	4
农田	5
稀树林	2
山地（林线之上）	0
北极生态系统	0

表 7.2 用生物地化模型的环境问题

问题	建模努力
氧平衡	5
富营养化	5
重金属污染	4
杀虫剂污染	4
自然公园保护	3
地下水污染	4
二氧化碳	5
酸雨	4
空气污染的地区性或总分布	5
微气候变化	3

7.2 BOD / DO 模型

7.2.1 简单的 BOD / DO 模型

这类模型涉及河流中的氧浓度，稍作修改还可把相同模型用于其他水生生态系统的 BOD / DO 关系。

BOD 表示生物降解物质。如果氧气存在，生物降解需要的氧气量等于 BOD 的减少量。

第一个考虑河流系统中 BOD / DO 关系的水质模型由 Streeter 和 Phelps 于 1925 年建立。它依据如下假定：

- 1) 仅存在一个污染源；
 - 2) 在一个指定点上排放一定量的污染物；
 - 3) 没有支流流入；
 - 4) 流率固定；
 - 5) 河流的横断面一致；
 - 6) 湍流足以使整个横断面的 BOD 和溶解的氧浓度(DO)达到一致；
 - 7) 生物降解和复氧是一级反应，它们是唯一考虑的过程。
- 可建立下列微分方程：

$$\frac{dD}{dt} = K_1 \cdot L_t - K_a \cdot D \quad (7.1)$$

式中: $D = C_s - C_t$

C_s = 饱和时的氧浓度

C_t = 在时间 t 的氧浓度

L_t = 在时间 t 有机物的浓度, 测作 BOD

K_1 = 速率常数 (每天)

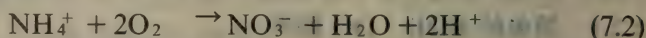
K_a = 复氧常数 (每天)

虽然 Streeter-Phelps 的模型很简单, 在其应用中有几个问题:

1) 如何估计 K_1 和 L_t ? 2) 如何说明温度的影响? 3) 如何估计复氧?

这三个问题讨论如下:

典型情况下的 K_1 , K_a , L_0 和 N_0 值如表 7.3 所示, K_n 是硝化作用的速率常数:



这往往应加到方程 (7.1) 去说明耗氧量, 见下面所述。 N_0 是氮浓度, L_0 是有机物浓度, 测作 BOD。

K_1 和 K_n 取决于温度:

$$\text{温度 } T \text{ 时的 } K_1 \text{ 或 } K_n = (20^\circ\text{C 时的 } K_1 \text{ 或 } K_n) K_T^{(T-20)} \quad (7.3)$$

式中 K_T 是常数, 见表 7.4。

K_a 依赖于温度、水的流速和水的深度, 如下式所示:

$$K_a(20^\circ\text{C}) = \frac{2.26 \cdot v}{R^{2/3}} (\text{天}^{-1}) \quad (7.4)$$

$$K_a(T) = K_a(20) \cdot e^{\theta(T-20)} \quad (7.5)$$

$$R_a = K_a(T)(C_s - C_t) \quad (7.6)$$

式中: $K_a(20^\circ\text{C})$ = 20°C 时复氧系数 (天^{-1})

$K_a(T)$ = $T^\circ\text{C}$ 时复氧系数 (天^{-1})

v = 平均流速 ($\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$)

R = 深度 (m)

R_a = 复氧率 ($\text{mg} \cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{天}^{-1}$)

$$Q = \text{常数} = 0.024 \cdot ^\circ\text{C}^{-1} \quad 15^\circ\text{C} < T < 25^\circ\text{C}$$

$$C_s = \text{饱和时氧浓度} \quad (\text{mg} \cdot \text{l}^{-1})$$

$$C_t = \text{在时间 } t \text{ 的实际浓度} \quad (\text{mg} \cdot \text{l}^{-1})$$

表 7.3 K_1 、 K_n 、 N_0 和 L_0 的典型值 (20°C)

	$K_1(\text{天}^{-1})$	$K_n(\text{天}^{-1})$	N_0	L_0
城市污水	0.35~0.40	0.15~0.20	80~130	150~250
米氏法处理的城市污水	0.35	0.10~0.25	70~120	75~150
生物处理的城市污水	0.10~0.25	0.05~0.20	60~120	10~80
饮用水	0.05~0.10	0.05	0~1	0~1
河水	0.05~0.15	0.05~0.10	0~2	0~5

表 7.4 K_1 和 K_n 与温度的关系

	K_1	K_n
K_T	1.05	1.06~1.08

废水中有机物浓度往往以 BOD_5 及 BOD_7 表示, 各代表 5 天或 7 天中的耗氧量。因此, L_0 是不知的, 但 BOD_5 等于 $L_0 - L_5$, L_0 很容易算出。由于上面提及的分解被描述为一级反应, 我们有

$$\frac{dL_t}{dt} = -K_1 \cdot L_t \quad (7.7)$$

$$L_t = L_0 e^{-K_1 \cdot t} \quad (7.8)$$

$$L_5 = L_0 \cdot e^{-K_1 \cdot 5} \quad (7.9)$$

$$\text{BOD}_5 = L_0 - L_5 = L_0(1 - e^{-K_1 \cdot 5}) \quad (7.10)$$

微分方程 (7.1) 能解析地解出。方程可改写为

$$\frac{dD}{dt} + K_a D = K_1 L_0 e^{-K_1 \cdot t} \quad (7.11)$$

当 $t = 0$ 时, $D = D_0$, 我们得到

$$D = \frac{K_1 L_0}{K_a - K_1} (e^{-K_1 \cdot t} - e^{-K_a \cdot t}) + D_0 e^{-K_a \cdot t} \quad (7.12)$$

如果 $K_1 = K_a$, 式 (7.12) 不成立, 在这种情况下,

$$D = (K_1 t L_0 + D_0) \cdot e^{-K_1 t} \quad (7.13)$$

从方程 (7.12)，可以画出 D 、 C 和复氧对时间的坐标图。

氧浓度最低的点称为临界点(见图 7.1)，可从下式求得这点：

$$\frac{dD}{dt} = 0 \quad \frac{d^2 D}{dt^2} < 0 \quad (\text{最小}) \quad (7.14)$$

$$t_c = \frac{1}{K_a - K_1} \ln \left(\frac{K_a}{K_1} - \left(\frac{K_a}{K_1} - 1 \right) \frac{D_0}{L_0} \right) \quad (7.15)$$

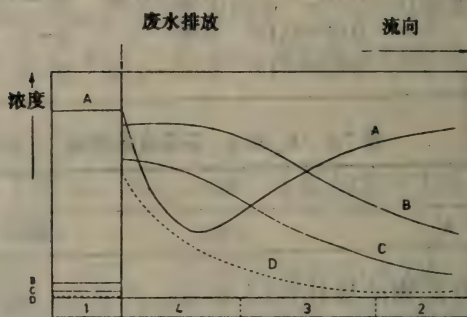


图 7.1 A. 氧浓度 B. BOD_5 C. 营养盐 D. 悬浮物
数字是污水生物的分类 (见表 7.5)。

如果把硝化作用包括在氧平衡方程 (7.1) 中，我们得到

$$\frac{dD}{dt} = K_1 L_t + a K_N N_t - K_a D \quad (7.16)$$

式中 a 是按方程 (7.2) 得出的氧浓度和耗氧量之间的关系。
 $a = 2.32 / 14 = 4.4 \text{ mgO}_2$ 每毫克氨氮，由于氨的细菌同化作用，实际上这个比率经校正为 4.3 mgO_2 每毫克氨氮。

如果把硝化作用加到 Streeter-Phelps 方程中，我们得到如下的解：

$$D = \frac{K_1 L_0}{K_a - K_1} (e^{-K_1 t} - e^{-K_a t}) + \frac{K_N L_0}{K_a - K_N} (e^{-K_N t} - e^{-K_a t}) + D_0 e^{-K_a t} \quad (7.17)$$

在方程 (7.1) 和 (7.16) 中, 时间为自变量, 但如果考虑一条河流, 可以把时间转换成流向的距离 \times 除以流速 v 。

$$x = v \times t \quad (7.18)$$

表 7.5 一个最常用的生态学检查方法是应用污水生物系统, 它把流水分成四个等级 (Hynes, 1971)

-
- 1) 寡污水生物的水, 水没有被污染或几乎没被污染
 - 2) β -中等程度污水生物的水, 水稍被污染
 - 3) α -中等程度污水生物的水, 水被污染
 - 4) 污水生物的水, 水被严重污染
-

在很多个点处, 检查水中所出现的动植物种类, 按此进行分类, 物种可分成 4 类:

- 1) 具有未污染水特征的生物
- 2) 污染水中的优势种
- 3) 污染指示种
- 4) 无差别种

可以用方程描述流向中的氧剖面图, 但如果这样做的话, 必须作一些水文学假设: 1) 排放进河流的污水和水流完全混合。2) 整个河段横断面的流速是相同的。

这意味着废水排放后浓度 C 可用如下简单的表达式算出:

$$C = \frac{Q_w C_w + Q_r C_r}{Q_w + Q_r} \quad (7.19)$$

Q_w = 污水流量 ($l \cdot s^{-1}$), C_w = 污水浓度 ($mg \cdot l^{-1}$), Q_r = 河水流量 ($l \cdot s^{-1}$), C_r = 河水浓度 ($mg \cdot l^{-1}$)。

7.2.2 复杂的 BOD / DO 模型

河水的氧浓度可用较复杂的生态模型确定。这类模型把水文成分、浮游动物和浮游植物的生长、底泥的耗氧量、排放的污水成分的生物降解性范围和影响生物降解性的有毒物质的存在都考虑到。有关这些较复杂模型的其他资料见 Rinaldi 等人 (1979); Orlob (1981); Jørgensen (1981) 和 Gromiec (1983)。

表 7.6 一些有用的河流模型

(除了有机物分解, 硝化作用和复氧作用, 其他过程都指明)

模型和参考文献	过 程
Eckenfelder 和 O'Connor(1961)	水的湍流, 河床的生物生长, 微生物的习服, 毒性
Thomas(1961)	沉降率
Eckenfelder(1970)	自动催化的硝化作用
O'Connell 和 Thomas	光合作用和呼吸作用
Fair 等人(1941)	底栖生物氧消耗
Edwards 和 Rolley	底栖生物氧消耗
O'Connor(1962)	纵向混合(扩散)
Dobbins(1964)	纵向混合(扩散)
Hansen 和 Frankel(1965)	昼夜溶解氧剖面
O'Connor(1967) O'Connor 和 Di Toro(1970)	维量的时空分布, 光合作用, 呼吸作用, 底栖动物呼吸作用
DOSAG I(1970)德州水利发展局	各种水流和温度条件下时间和空间变化
DOSAG M: Armstrong(1971)	底栖生物需氧量, 大肠杆菌, 改良的 DOSAG I
QUAL I: (1971)德州水利发展局	一维的详细的水文动态
QUAL II: (1973)水资源工程师	同 QUAL I, 再加上底栖生物耗氧量, 光合作用, 呼吸作用, 2 步硝化作用, 大肠杆菌, 放射性物质磷
RECEIV II: Raytheon 公司(1974)	状态变量: BOD, DO, NH_4^+ -N, NO_2^- -N, 总 X $< 9 < p$, 大肠杆菌, 叶绿素

为了使读者了解影响氧平衡的过程, 表 7.6 列出一些有用的模型和过程的概况。除了考虑有机物的分解。硝化作用和复氧作用之外, 还考虑其他过程, 而且, 7.3 节的说明 7.1 给出了所谓 QUAL-1 模型的一些具体细节。有水文动态的较详细描述。因

此，包括在“生物地化模型中水文动力学的应用”一节里。

表 7.7 给出描述复氧过程的不同方法。

表 7.7 20℃ 下，复氧系数 K_a (天⁻¹) 的一些预测关系

参考文献	关系
O'Connor 和 Dobbins (1958)	$K_a = 4.8S^{0.25}D^{-1.25}$
Krenkel 和 Orlob (1963)	$K_a = 2.6E_D D^{-2.087}$
Thackston 和 Krenkel (1966)	$K_a = 18.6U_* H^{-1}$
Tsivogluo (1967)	$K_a = 1.63 \nabla H t^{-1}$
Lau (1972)	$K_a = 1088.64U_*^3 v^{-2} H^{-1}$
Foree (1976)	$K_a = 0.116 + 2147.8S^{1.2}$

这表中的符号是： D = 河流的平均深度(m)， ∇H = 水面高度的变化(m)， v = 平均流速($m \cdot s^{-1}$)， U_* = 横波速度($m \cdot s^{-1}$)， E_D = 平均垂直涡流扩散($m^2 \cdot s^{-1}$)， t = 水流时间(d)， S = 河道斜率($m \cdot m^{-1}$)。

仅考虑 2~4 个状态变量的相对简单的模型往往足以应付大多数水污染控制任务。较复杂的模型仅应用于这样的情况：即水被严重污染而且广泛用作水源，或另一种情况：即必须作出花费大和困难大的污染控制决策。

应该记住，BOD 并不是有机污染的完全正确的测量，见 Jørgensen & Johnsen (1981)。

实例 7.1

一个城市废水厂排放污水到一条河道，最坏的状况在夏季出现，那时河流小、水温高。废水最大流量为 $12000m^3 / 天$ ， BOD_5 为 $40mg \cdot 天^{-1}$ (20℃ 时)，溶氧浓度为 $2mg \cdot l^{-1}$ ，温度为 25℃。河流最小流量为 $900m^3 \cdot h^{-1}$ ， BOD_5 为 $3mg \cdot l^{-1}$ ，溶氧浓度为 $8mg \cdot l^{-1}$ ，用 $K_1 = 0.15$ (见表 2.18，混流的值)，河流最高温度为 22℃，几乎立刻就完全混合。混合后河道平均流速为 $0.2m \cdot s^{-1}$ ，河道深度为 2.5m。

解：1. 计算

找出氧的临界浓度:

$$K_a(20^\circ\text{C}) = \frac{2.26 \cdot 0.7}{2.5^{2/3}} = 0.25\text{d}^{-1}$$

混合: $500\text{m}^3/\text{h}(\text{WW}) + 1900\text{m}^3/\text{h}(\text{河流}) = \text{总}2400\text{m}^3/\text{h}$

$$\text{混合后BOD}_5 = \frac{500 \cdot 40 + 1900 \cdot 3}{2400} = 10.7\text{mg l}^{-1}$$

$$L_0 = 20.3\text{mg l}^{-1}$$

$$\text{溶解氧} = \text{DO}_{\text{混合}} = \frac{500 \cdot 2 + 1900 \cdot 8}{2400} = 6.7\text{mg l}^{-1}$$

$$\text{温度混合} = \frac{500 \cdot 25 + 1900 \cdot 22}{2400} = 22.6$$

$$22.6^\circ\text{C} \text{ 时的 } K_1 = 0.15 \cdot 1.05^{22.6-20} = 0.17$$

$$22.6^\circ\text{C} \text{ 时的 } K_a = 0.25 \cdot e^{0.024(22.6-20)} = 0.27$$

$$\text{初始氧亏} = 8.7 - 6.7 = 2\text{mg l}^{-1}$$

$$\begin{aligned}\text{临界区(时间)} &= \frac{1}{0.27 - 0.17} \ln \left(\frac{0.27}{0.17} - \left(\frac{0.27}{0.17} - 1 \right) \frac{2}{20.3} \right) \\ &= 4.25\text{d}\end{aligned}$$

$$D_c = \frac{0.17 \cdot 20.3}{0.27} e^{-0.17 \cdot 4.25} = 6.2\text{mg l}^{-1}$$

这些条件出现在: $0.2 \cdot 3600 \cdot 24 \cdot 4.25\text{m} = 73440\text{m}$

临界点的氧浓度: $8.7 - 6.2 = 2.5\text{mg l}^{-1}$

7.3 生物地化模型中水文动力学的应用

7.3.1 引言

在水生生态系统的许多生物地化模型中, 包括水文动力学过程当然是绝对必要的。原则上, 它是第3章综述的迁移过程的一个组合。但在生态模型中, 水文动力学模型不能仅由单位过程组合而构成, 需要知道系统应组合哪些必要过程, 排除哪些不重要的过程。

这里并不想撰写几页有关水文动力学模型的教材, 而只介绍

水文动力学的要素, 那些要素对生物地化模型是非常重要的。

下面阐述下列问题:

1) 与动态废水输入完全混合的系统的水文动力学。

2) 河流的水文动力学模型, 仅考虑最简单的情况, 即稳定状态守恒的情况, 稳定状态不守恒的情况及单一河流系统的动态响应。

3) 河口模型, 仅考虑稳定状态情况及单系统河口的动力学。

4) 多维模型的一些评论。

5) 应用于湖泊、池塘、水库的温跃层模型。

生物地化模型依据 3.1 节的物质守恒原理。水文动力学模型用相同的原理, 但结合迁移过程以便获得物质平衡而不是其他化学、生物和物理的过程。与生物地化模型可能的耦联是容易建立的 (存在于下面许多水文动力学模型中)。对于所考虑的成分, 有一级衰减。这个表达式往往可用一个较复杂的表达式代替, 它是根据生态模型成分推导出来的。

用两个或两个以上耦合的状态变量建模时, 水文动力学模型和生态学模型的组合当然更麻烦, 但在原理上, 简单的水文动力学——生态学模型和更复杂的模型没有差别。

7.3.2 完全混合系统的水文动力学

考虑容积为 V (L^3) 的完全混合的水生系统。排污物 W (M/T) 产生浓度 C (M/L^3)。通过系统的流量为 Q (L^3/T)。 C 按一级反应分解。衰变系数为 K (T^{-1})。假定系统的所有参数不随时间变化。物质平衡式如下:

$$V \frac{dC}{dt} = W(t) - QC - KVC \quad (7.20)$$

边界条件为:

$$t = 0 \text{ 时 } C = C_0 \quad (7.21)$$

如果 $K' = Q + KV$, 方程可改写为

$$V \frac{dC}{dt} + K'C(t) = W(t) \quad (7.22)$$

如果 $W(t) = 0$, 方程 (7.22) 的解为:

$$C(t) = C_0 \exp[-(K' / V)t] \quad (7.23)$$

这种情况的说明如图 7.2。

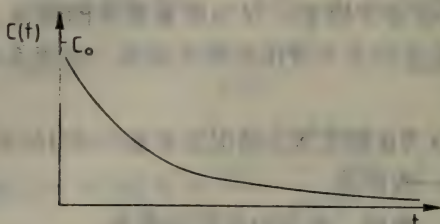


图 7.2 $W(t) = 0$ 时, $C(t)$ 与 t 的坐标图。

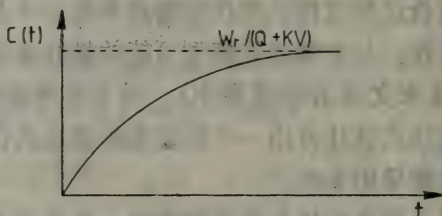


图 7.3 $W(t) = W_r$ (稳定) 时, $C(t)$ 与 t 的坐标图。

如果 $W(t) = W_r$, W_r 为固定的废物输入, 方程为

$$V \frac{dC}{dt} = W_r - QC - KVC \quad (7.24)$$

上式的解为:

$$C(t) = \frac{W_r}{Q + KV} \left(1 - \exp\left(-\left(\frac{Q}{V} + K\right)t\right) \right) \quad (7.25)$$

在稳定状态下为:

$$C = \frac{W_r}{Q + K \cdot V} \quad (7.26)$$

这种情况的说明见图 7.3。

如果一直到时间 $t = t_0$, $W(t) = 0$, $t > t_0$ 时, 稳定的输入 W 出现, 我们把这称作步输入。方程 (7.23) 可用于描述 $t < t_0$ 时的 $C(t)$, 而方程 (7.25) 在 $t > t_0$ 时有效。步输入的图形如图 7.4 所示。

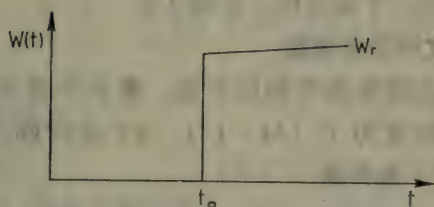


图 7.4 步输入, $W(t)$ 与 t 的坐标图。

$W(t)$ 往往是一个周期性的强制函数, 如下式:

$$W(t) = W_r + W_0 \sin(\omega t - \alpha); \quad \omega = \frac{2\pi}{T_0} \quad (7.27)$$

式中 W_a 是振幅, α 是以弧度表示的相移, ω 是输入的频率 (弧度 / T), T_0 是输入的周期。微分方程为

$$V \frac{dC_p}{dt} + K' \cdot C_p(t) = W_0 \sin(\omega t - \alpha) \quad (7.28)$$

式中下标 p 表示周期性输出响应。解为

$$C_p = W_0 A_m(\omega) \sin[\omega t - \alpha - \theta(\omega)] \quad (7.29)$$

式中:

$$A_m(\omega) = \frac{1/V}{[(K'/V)^2 + \omega^2]^{1/2}} \quad (7.30)$$

$$\theta(\omega) = \arctan\left(\frac{\omega}{K'/V}\right) \text{ 弧度} \quad (7.31)$$

从方程 (7.29) 看到, C_p 也是周期函数。

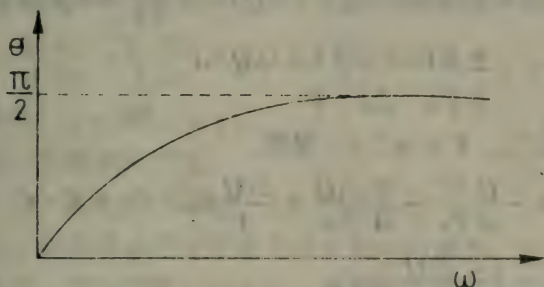


图 7.5 θ 对 ω 的坐标图, 方程 (7.31) 的图形表示。

当频率增加时, 输入和输出之间的相延迟的变化从 0 到

$\pi/2$ 弧度 $= 90^\circ$ 的一个渐近值, 见图 7.5。

7.3.3 河流的水文动力学模型

考虑一段河道横断面的物质平衡。断面厚度为 Δx , 体积 V 。有关成分的浓度为 C (M/L^3), t (T) 是时间, Q 是流速 (L^3/T)。由物质平衡得到

$$V\Delta C = QC \cdot \Delta t - (Q + \Delta Q) \left(C + \frac{\partial C}{\partial x} \Delta x \right) \Delta t \\ \pm KVC\Delta t \pm \text{源和沉积量} \quad (7.32)$$

式中, K 是衰减系数 (T^{-1})。

源和沉积量表达式可由几个成分组成:

1) 点源, 这可通过 $x=0$ 时的边界条件并入。

2) 分散的源或沉积量, 意为废物的输入如土地流失, 或移去如沿河沉积。可以下式并入物质平衡:

$$C_d \cdot \Delta t \cdot V \quad (7.33)$$

式中 C_d (M/L^3T) 是单位时间里加给河道或河道移去物质 C 的量。在分散的源或沉积伴随着水流 ΔQ 的情况下, 表达式变为:

$$C_w \cdot \Delta Q \cdot \Delta t$$

式中 C_w 是水流 ΔQ 中成分 C 的浓度, 如果把两个表达式都包括在物质平衡方程中, 我们得到:

$$V\Delta C = QC\Delta t - (Q + \Delta Q) \left(C + \frac{\partial C}{\partial x} \Delta x \right) \Delta t \\ \pm KVC\Delta t \pm C_w \Delta Q \Delta t \\ \pm C_d \cdot \Delta t \cdot V \quad (7.34)$$

这方程除以 Δt , $V = A\Delta x$, 得到:

$$\frac{\Delta C}{\Delta t} = -\frac{Q}{A} \frac{\partial C}{\partial x} - \frac{C}{A} \frac{\Delta Q}{\Delta x} - \frac{\Delta Q}{A} \frac{\partial C}{\partial x} \pm K \cdot C \\ \pm \frac{C_w}{A} \frac{\Delta Q}{\Delta x} \pm C_d \quad (7.35)$$

如果使无限小的项趋向零, 我们得到:

$$\frac{\partial C}{\partial t} = -\frac{Q}{A} \frac{\partial C}{\partial x} - \frac{C}{A} \frac{\partial Q}{\partial x} \pm KC \pm C_w \left(\frac{\partial Q}{\partial x} / A \right) \pm C_d \quad (7.36)$$

边界条件通常为:

$$x=0 \text{ 时, } C(t) = C_0(t)$$

式中 $C_0(t)$ 是在废物排放点 $x=0$, C 的浓度。

这方程被用于考虑 7.3.1 节引言中提到的三种情况。

在稳定状态守恒情况下, $k=0$, Q 和 A 不随时间变化, $\delta C / \delta t = 0$, $C = C_0$ 。当 Q 是一个常量时, $\delta C / \delta t = 0$, 则方程 (7.36) 成为

$$0 = -\frac{Q}{A} \cdot \frac{dC}{dx} \quad (7.37)$$

引入河流流速 $U(L/T)$:

$$0 = -U \frac{dC}{dx} \quad (7.38)$$

这个方程的解是一个浓度, 从在排放点的物质平衡式就可算出, 因此:

$$C_0 = \frac{C_s Q_s + C_w Q_w}{Q_s + Q_w} = \frac{W}{Q_s + Q_w} \quad (7.39)$$

式中下标 s 表示河流中的浓度和流量, 下标 w 表示废水中的浓度和流量, $W = C_s Q_s + C_w Q_w$ 。

在稳定状态不守恒的情况下, 我们得到如下方程:

$$0 = -\frac{Q}{A} \frac{dC}{dx} - \frac{C}{A} \frac{dQ}{dx} - KC + \left(\frac{dQ}{dx} / A \right) \cdot C_w \pm C_d \quad (7.40)$$

边界条件为: $x=0$ 时 $C = C_0$ 。

对微分方程积分产生:

$$C = C_0 \exp[-(K/U) \times x] \quad (7.41)$$

最后, 我们考虑固定参数与动态输入的情况。 Q 、 A 和 K 不随时间变化, 但可能随空间变化, 废物排放是时间的函数。我们也考虑 $C_0=0$, 一般方程为

$$\frac{\partial C}{\partial t} = -\frac{Q}{A} \frac{\partial C}{\partial x} - (K + \gamma)C \quad (7.42)$$

式中 $\gamma = (\partial Q / \partial x) / A$, $x = 0$ 时, $C = C_0$, C_0 可从 (7.39) 式中得到。

解为

$$C(x, t) = C_0(t - t^+) \exp\left(-\int_0^{x/U} \frac{K + \gamma}{U} \cdot dx\right) \quad (7.43)$$

式中 $t^+ = \text{移动到 } x = \int_0^x \frac{dx}{U} \text{ 的时间。}$

实例 7.2

N 为一段时间后每升水中大肠杆菌的数量, 我们假设用一个一级消除方程。20°C 下, K 处于 $0.5\text{--}3.5 \text{ 天}^{-1}$ 范围。假定 $K = 0.1 \text{ 天}^{-1}$, 废水排放进河道后多少公里处大肠杆菌的浓度是排放点浓度的 1%? 河流的流速为 0.1 m/s 。

解

下列方程成立:

$$U \frac{dN}{dx} + K \cdot N = 0$$

$x = 0$ 时, $N = 100\%$, x / U 等于移动的时间。

我们有:

$$N = N_0 \exp(-(K/U)x)$$

或

$$\ln \frac{N}{N_0} = -K \cdot t^+$$

或

$$\ln(10^{-3}) = t^+$$

$$t^+ = 6.9$$

$$x = 6.9 \times 0.1 \times 3600 \times 24 \text{ m} = 59.6 \text{ km}$$

7.3.4 河口模型

我们考虑受潮汛扩散制约的一维河口, 这种情况与河流模型的主要差别在于包括了用下式表示的过程 (也见第 3 章):

$$\left(-E \cdot A \frac{\partial C}{\partial x}\right) \Delta t \quad (7.44)$$

式中 $E(L^2/T)$ 是潮流扩散系数。负号表示扩散出现于减少浓度的方向。河口的完整的物质平衡方程为

$$\begin{aligned} V\Delta C = & \left[QC\Delta t - (Q + \Delta Q) \left(C + \frac{\partial C}{\partial x} \Delta x \right) \right] \Delta t \\ & + \left(\left(-EA \frac{\partial C}{\partial x} \Delta t \right) - (-EA + \Delta E \cdot A) \right. \\ & \times \left(\frac{\partial C}{\partial x} + \frac{\partial}{\partial x} \left(\frac{\partial C}{\partial x} \right) \Delta x \right) \Big) \Delta t \pm KVC\Delta t \\ & \pm C_w \Delta Q \Delta t \pm VC_d \Delta t \end{aligned} \quad (7.45)$$

方程中的符号与河流方程中的相同，见7.3.3节。

除以 Δt 和 $V = Ax$ ，用无穷小的项时，我们得到如下方程：

$$\begin{aligned} \frac{\partial C}{\partial t} = & -\frac{Q}{A} \frac{\partial C}{\partial x} - \frac{C}{A} \frac{\partial Q}{\partial x} + \frac{1}{A} \left[EA \frac{\partial}{\partial x} \left(\frac{\partial C}{\partial x} \right) + \frac{\partial EA}{\partial x} \cdot \frac{\partial C}{\partial x} \right] \\ & \pm K \cdot C \pm C_w \left(\frac{\partial Q}{\partial x} / A \right) \pm C_d \end{aligned} \quad (7.46)$$

在系数固定，一级衰减的点源情况下，方程为

$$0 = -\frac{Q}{A} \frac{dC}{dx} + E \frac{d^2 C}{dx^2} \pm K \cdot C \quad (7.47)$$

这种情况下的解为

$$\begin{aligned} C &= C_0 \exp(j_1 x) \quad x < 0 \\ &= C_0 \exp(j_2 x) \quad x > 0 \end{aligned} \quad (7.48)$$

$$j_1 = \frac{U}{2E} \left[1 + \sqrt{1 + \frac{4KE}{U^2}} \right] \quad (7.49)$$

$$j_2 = \frac{U}{2E} \left[1 - \sqrt{1 - \frac{4KE}{U^2}} \right] \quad (7.50)$$

$$C_0 = \frac{W}{Q \sqrt{1 + \frac{4KE}{U^2}}} \quad (7.51)$$

没有平流项的这个解用于7.6.3节的说明7.4中。

如果 C 是一个守恒变量，如氯化物，微分方程为

$$0 = U \frac{dC}{dx} + E \frac{d^2C}{dx^2} \quad (7.52)$$

边界条件为:

$$x = -\infty \text{ 时, } C = 0 \quad x = 0 \text{ 时, } C = C_0$$

解很简单:

$$\begin{aligned} x < 0 \text{ 时, } & C = C_0 \exp(Ux / E) \\ x > 0 \text{ 时, } & C = C_0 \end{aligned} \quad (7.53)$$

对于分布废物负荷情况, 我们得到下列方程:

$$E \frac{d^2C}{dx^2} - U \frac{dC}{dx} \pm K_1 C + \frac{W}{A} = 0 \quad (7.54)$$

式中 W 表示沿着河口物质稳定地增加, 这个方程有一个解析解, 但不在这里给出。

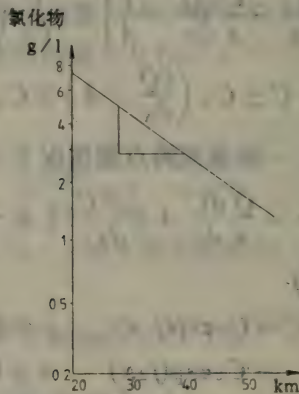


图7.6 测定的氯化物(g/l)的距离的坐标图。河口的淡水流量为 $15.106 \text{ m}^3/\text{天}$, 测定的面积为 20000 m^2 。

说明 7.1

如果已知一个河口氯化物的纵剖面, 就有可能找出涡流扩散系数。图 7.6 说明氯化物对距离的半对数坐标图。我们得到

$$C = C_0 \exp\left(\frac{UX}{E}\right) \quad \text{或} \quad \ln \frac{C}{C_0} = \frac{UX}{E} \quad (7.54A)$$

已知, 流量 $Q = 15000000 \text{ m}^3 / \text{天}$, $A = 20000 \text{ m}^2$ (见图 7.6)

$$\text{斜率} = \frac{\ln\left(\frac{5}{2.8}\right)}{10} = 0.058 \text{ km}^{-1}$$

$$U = \frac{15 \cdot 10^6}{2 \cdot 10^4} = 750 \text{ m} / \text{天} = 0.75 \text{ km} / \text{天} \quad (7.54\text{B})$$

$$E = \frac{0.75}{0.058} \text{ km}^2 / \text{天} = 12.9 \text{ km}^2 / \text{天}$$

7.3.5 多维模型和数值方法

几乎所有的自然定律都可用偏微分方程(PDE)描述。例如量子力学中的 Schrodinger 方程, 电磁理论中的 Maxwell 方程, 力学中的牛顿定律。把生态系统的大多数模型考虑为生物地化模型时, 其数学形式基本上也是偏微分方程。本书中描述的大多数迁移现象是 PDE 的特殊情况。

$$\frac{\partial \bar{c}}{\partial t} = \frac{i}{A} \frac{\partial}{\partial \bar{r}} \left[A \cdot D \frac{\partial \bar{c}}{\partial \bar{r}} - \bar{v} : \bar{c} \right] + \bar{s} \quad (7.55)$$

式中 \bar{c} 表示迁移成分的浓度, A 是横断面面积, D 广义扩散率, \bar{v} 速度, \bar{s} 可能包括化学反应的污染源或沉积项, t 和 \bar{r} 是独立变量, 例如时间和空间坐标 (x, y, z) 。

流体动力学方程描述了流体速度的空间和瞬时分布, 基本上可由牛顿动量守恒定律导出:

$$\rho \frac{\partial \bar{v}}{\partial t} = -\rho \bar{v} \cdot \frac{\partial \bar{v}}{\partial \bar{v}} - \frac{\partial}{\partial \bar{v}} \cdot \bar{P} + \bar{F} \quad (7.56)$$

式中 ρ 是流体的物质密度, \bar{P} 应力张量, \bar{F} 作用于体积元素的外力。

除了极少数情况外, PDE 都没有解析解。简单的常微分方程如

$$\frac{dc}{dt} = -c \quad (7.57)$$

解析解 ($c = Ke^{-t}$) 含有任意常数 (K), 由初始条件确定。PDE 中类似于这点的是任意函数, 它由边界条件和初始条件确定。解 PDE 时, 边界条件往往造成真正的麻烦。

对现实生活中的边界条件和 PDE, 要得到一个解。某种类型的离散化是必要的, 在这方面基本上有两种技术, 有限差分法和有限元素法。简述如下。

对较一般的 PDE, 如:

$$\bar{f}\left(\bar{r}, t, \bar{c}, \frac{\partial \bar{c}}{\partial \bar{r}}, \frac{\partial^2 \bar{c}}{\partial \bar{r}^2}, \frac{\partial \bar{c}}{\partial t}, \bar{s}\right) = \bar{0} \quad (7.58)$$

(记号如上述), 边界条件通常通过指定下列各项列出:

(1) $\bar{c}(\bar{r}, t), \bar{r} \in \partial\Omega, t \in [t_1, t_2]$

(2) $\frac{\partial \bar{c}}{\partial \bar{r}}, \bar{r} \in \partial\Omega, t \in [t_1, t_2]$

(3) (1)和(2)的组合。

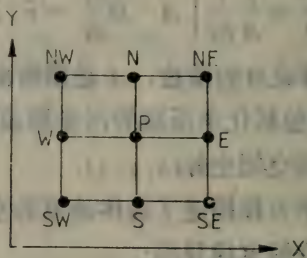


图 7.7 在网格上的离散化。

这里 $\delta\Omega$ 是区域 Ω 边界上的点集, t_1 和 t_2 是初始和最终时刻, 初始条件是对所有的 $\bar{r} \in \Omega$, 规定 $c(\bar{r}, t_1)$ 。

有限差分法是用网格上计值的差商去逼近微商。一个矩形网格的例子如图 7.7 所示, 逼近空间微商的可能途径是

$$\frac{\partial C(P)}{\partial x} = \frac{C(E) - C(W)}{2\Delta x} + \dots$$

$$\frac{\partial C(P)}{\partial y} = \frac{C(N) - C(S)}{2\Delta y} + \dots$$

$$\frac{\partial^2 C(P)}{\partial x^2} = \frac{C(NE) - C(NW) - C(SE) + C(SW)}{4\Delta x \Delta y} + \dots$$

$$\frac{\partial^2 C(P)}{\partial y^2} = \frac{C(N) - 2C(P) + C(S)}{(\Delta y)^2} + \dots$$

图 7.7 所示的差分逼近是中心差分公式，如果 c 是二阶或更低阶的多项式，这是准确的。其他类型的逼近法，如单边差分公式，仅对一阶多项式是准确的。

如果方程(7.58)中缺 $\partial c / \partial t$ 项，这是一个边值问题。初始值问题如下：

$$\frac{\partial \bar{c}}{\partial t} = \bar{f} \left(\bar{r}, t, \bar{c}, \frac{\partial \bar{c}}{\partial \bar{r}}, \frac{\partial^2 \bar{c}}{\partial \bar{r}^2}, \bar{s} \right) \quad (7.59)$$

用边值问题离散化方法，方程(7.59)可用下式逼近：

$$\frac{\partial \bar{c}}{\partial t} = \bar{A} \bar{c} + \bar{B} \quad (7.60)$$

式中 \bar{A} 是矩阵， \bar{B} 是向量。

一个普遍的但不总是最好的实践方法是积分如下一组常微分方程来解 (7.60)：

$$\frac{d\bar{c}(\bar{r}_i, t)}{dt} = \bar{A}_i \cdot \bar{c}(\bar{r}_i, t) + \bar{B}_i \quad (7.61)$$

这可用一种标准的算法去做，例如步长固定或可变但阶固定，或阶和步长都可变的 Runge-Kutta 法。类似硬度问题的 Gear 算法。这里的阶是指逼近多项式的次数。解(7.60)的这种方法称为线法。

如果 c 是变动的，在空间和时间上几乎一样，则最好的方法是离散整个系统，(7.60)可用下式逼近：

$$\frac{\bar{c}(\bar{r}, t + \Delta t) - \bar{c}(\bar{r}, t)}{\Delta t} = \bar{A} [(1 - \alpha)\bar{c}(\bar{r}, t) + \alpha\bar{c}(\bar{r}, t + \Delta t)] \quad (7.62)$$

式中 $\alpha \in (0, 1)$ 。

如果 $\alpha = 0$ ，方法是显式的，直接通过重复使用(7.62)式，在

下一时间步计算 c 。遗憾的是对某些 Δt 值, 解容易崩溃 (数值上不稳定)。

如果 $\alpha > 0$, 方法是隐式的, 有必要在每一时间步解(7.62)的代数方程组。 $\alpha = 1$ 时, 方法是无条件地稳定的。解一维扩散 / 迁移方程的一个非常普遍的方法是设 $\alpha = 1/2$, 这是 Crank-Nicholson 格式。因为在这种情况下, 矩阵 A 是三对角的, 只要循环二次就可解方程(7.62)。

可以指出, 线法实际上是一种长矩形非常狭窄的有限差方法——显式的或隐式的。(比较图 7.7)

有些方法称为 ADI (变换方向积分), 对显式的和隐式的方法都具有很高的质量。

有限元方法(FEM)原来用于解机械工程中的复杂问题。机械系统表示为分离的多边形系列, 这些多边形称为元, 元与元仅在有限量的称之为节点的位置上连结。

不论是有限元还是有限差, 任何近似方法的成功在于构成合适的近似基础函数集, 例如多项式或样条函数, FEM 提供了构成这样的集的系统途径。基本的概念是选择这样的集, 使实际解和近似解之间的差异的某种测度最小。为了做到这点, 各类变分原理和其他泛函分析概念被用于把原来的 PDE 变换成基础函数参数之间的关系。

虽然有限元法往往比有限差分法更难于在计算机上运行, 但对大多数流体动力学及有关的问题来说, 尤其在建模系统的边界是复杂的情况下, 有限元法是更好的工具。对某些非线性和时间依赖的类型, 有限差分法可能是一个更好的选择。许多处理这些问题的高质量的 FEM 程序包目前正在涌现。

7.3.6 分层湖泊的建模

湖泊年温度周期的模拟能以模型和原型之间相当好地一致而完成。这种一维模型以物质和热的守恒为依据:

$$\frac{\partial V_j}{\partial t} = Q_j - Q_{j+1} - Q_{0j}$$

其中, V_j = 控制元素 j 的体积(L^3), Q_j = 垂直流率(L^3T^{-1}), Q_j = 水平面中向着控制体积的平流(L^3T^{-1}), Q_0 = 水平面中来自控制体积的平流($L^3 \cdot T^{-1}$)。

所有的流都是时间的函数, 注意到表面元素除外,

$$\frac{\partial V_j}{\partial t} = 0 \quad (7.63)$$

水库内控制体积中贮存的热能的一般方程以温度表示:

$$\frac{d(V_j T_j)}{dt} = \underbrace{(U_i T_i - U_0 T_0)_j}_{\text{局部平流}} + \underbrace{\left(\frac{1}{ce} \int_z^{z+\Delta z} q_{sz} a_z S_z \right)_j}_{\text{太阳辐射}} \quad (7.64)$$

$$- Q_j T_j + Q_{j+1} T_{j+1} + \underbrace{\left(Ea \frac{\partial T}{\partial Z} \right)_j}_{\text{垂直平流}} - \underbrace{\left(Ea \frac{\partial T}{\partial Z} \right)_{j+1}}_{\text{垂直扩散}}$$

式中: C = 比热($J \cdot kg^{-1} \cdot ^\circ C^{-1}$)

q_{sz} = 在深度 Z 的太阳辐射强度

$= (1 - q_n) e^{-\eta z}$

q_n = 穿入表面的净太阳辐射

η = 消光系数

a_z = 深度 z 的水平面积

E_z = 扩散系数

Lam 和 Simons(1976)建立了伊利湖的平流-扩散模型。

这个模型已被应用于模拟伊利湖在相当于 1970 年夏天和秋天条件下的氯化物分布。模型的控制方程描述两个水平面 1 和 2 界定的薄膜的物质守恒。结论是模型也能容易地应用于模拟非守恒的水质参数, 包括营养盐, 而且它们应为大型湖泊生态系统的建模提供基础。建立一个多层、多段湖泊模型的一般顺序是:

1. 建立物质守恒方程。
2. 以温度作为状态变量, 建立上面提到的方程。
3. 校正温度子模型, 使其与观察吻合。
4. 调整扩散系数, 按观察的水质条件校正模型。

MIT 水库模型(Ryan 和 Harleman, 1971)用相似的方法, 对一个内元素应用如下基本的热传导方程:

$$\underbrace{\frac{\partial T}{\partial t} + \frac{1}{A} \frac{\partial(Q_v T)}{\partial Z}}_{\text{垂直平流}} = \underbrace{\frac{F}{A} \frac{\partial}{\partial Z} \left(A \frac{\partial T}{\partial Z} \right)}_{\text{垂直扩散}} + \underbrace{\frac{BU_i T_i}{A} - \frac{BU_0 T}{A}}_{\text{局部平流}} - \underbrace{\frac{1}{\rho c} \frac{\partial \phi Z}{\partial Z}}_{\text{太阳辐射}} \quad (7.65)$$

式中: T = 深度 Z 处的温度, A = “元素”的面积, B = “元素”的宽度, U_i = 水平进流速度, T_i = 进流的温度, U_0 = 水平出流速度, Q_v = 垂直流率, ϕ = 每单位水平面积上的短波太阳辐射通量, c = 水的热容量, ρ = 水的密度。

方程用显式有限差分格式来解。

但是, 作为深度和时间函数的垂直涡流扩散没有满意的表示。为了解决这个问题, MIT 水库模型已扩展使之包括风的混合 (Dctavia 等人, 1977)。混合的规律根据风的湍流运动输入与等温风混合层关于它正下方的元素的位能之比。位于第 j 元素上方的第 i 元素的位能 PE 定义为

$$PE = g \sum_i A(i) \Delta Z (\rho(j, t) - \rho(i, t)) D(i, t) \quad (7.66)$$

式中: $A(i)$ = 第 i 元素的面积, $\rho(i, t)$ = 在时间 t 第 i 元素的密度, $\rho(j, t)$ = 在时间 t 混合层正下方元素的密度, ΔZ = 层的厚度, $D(i, t)$ = 在时间 t 第 i 元素和第 j 元素之间的距离, g = 重力常数

假定混合层是等温的, 可以证明

$$PE = g \Delta \rho V_m \delta Z \frac{m}{Z} = g \Delta \rho \bar{A} H \Delta Z \frac{m}{Z} \quad (7.67)$$

式中: m = 混合层中元素的数目, mZ = 混合层的深度 = H , V_m = 混合层的体积 = $\bar{A}H$, 其中 \bar{A} = 混合层的平均横切面面积, $\Delta \rho$ = 混合层和它紧下方的第 j 元素之间的密度差。

风的能量输入的测度 KE 为

$$KE = \rho v A_{\text{表面}} \Delta t$$

其中 v 是摩擦速度, $A_{\text{表面}}$ 是表面积。

临界比为

$$PE/KE = 1 \quad (7.68)$$

混合算法说如果 $PE/KE < 1$, 就没有混合, 而如果 $PE/KE > 1$, 一层一层地混合, 每层混合后再检查比率, 直到比率 < 1 。

叠代的热-风混合过程的格式如图 7.8 所示。

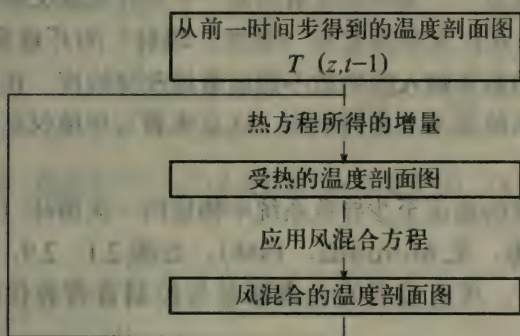


图 7.8 温度剖面模型的算法。

考虑生态模型中组份的浓度时可应用相同的顺序。方法是有吸引力的, 因为省略了 E 的校正过程。模型已被成功地应用于湖泊温度剖面图的计算。(Octavia 等人, 1977), 也被应用于生态结构。Parker(1978)引进了一个模型, 它考虑了浮游植物的空间异质性及由于营养盐-浮游植物相互作用而引起的溶解营养盐。Dubois(1975)和 Parker(1976)把捕食-猎物种群的动态和湍流介质中物理过程的后果结合在一起。Hafton 和 Lam(1978)从一个三维流体动力学模型计算的流模拟了磷的空间移动。一个生物子模型描述苏必利尔湖中每个 $20 \times 20 \text{ km}^2$ 方格中磷的动态和初级生产。

从这些参考文献中可看到,产生三维生态模型的基础工作已在进行。但是,由几个生态状态变量组成的完整的3-维生态模型,还没有产生。问题是在这阶段应用这样一个复杂的模型失去的是否比得到的还多。但是,多层模型对分层湖的生态建模可能是一个合理的折衷方法。

7.4 富营养化模型

7.4.1 富营养化

从热力学的观点,一条湖泊可看作是一个与环境既交换物质(废水,蒸发,降水)又交换能量(蒸发,辐射)的开放系统。但是许多大型湖泊每年输入的物质不能显著地改变浓度。在这种情况下,可认为系统基本上是封闭的。这意味着与环境仅交换能量,未交换物质。

通过湖泊系统的能流至少导致系统中物质的一次循环(假定系统处于稳定状态,见 Morowitz, 1968)。如图 2.1、2.9、2.10 和 7.11 所说明的,所有重要的元素都参与控制富营养化的循环。

术语富营养一般意为“营养物质丰富”;Nauman 在 1919 年引入寡营养和富营养的概念来区别含有很少浮游藻的寡营养湖泊和含有大量浮游植物的富营养湖泊。

在以往的十来年间,由于不断增长的城市化过程,因而按人口计不断增长的营养盐排放,欧洲和北美湖泊的富营养化过程迅速增加。在本世纪,化肥生产呈指数增长,许多湖泊的磷浓度反映了这点(见图 7.10)(引自 Ambuhl, 1969)。

术语富营养化愈来愈多地被用来指人为地把营养物质(主要是氮和磷)加到水域内。一般认为富营养化是令人讨厌的,但并非一定如此。富营养湖泊的绿色增加了混浊度,使游泳和划船不安全,从审美的观点来说,叶绿素浓度不应超过 $100\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$ 。但是,从生态学的观点来说,最关键的影响是死藻分解引起的湖

泊底层缺氧。在夏季，富营养的湖泊有时湖面呈现高氧浓度，但湖泊底层的高氧浓度对鱼却是致死的。

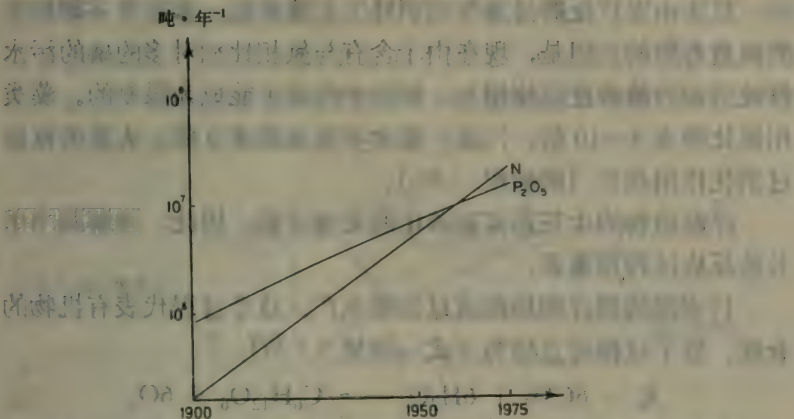


图 7.9 化肥生产($t \cdot y^{-1}$)呈指数增长(y 轴是对数), 以 N 和 P_2O_5 为代表。

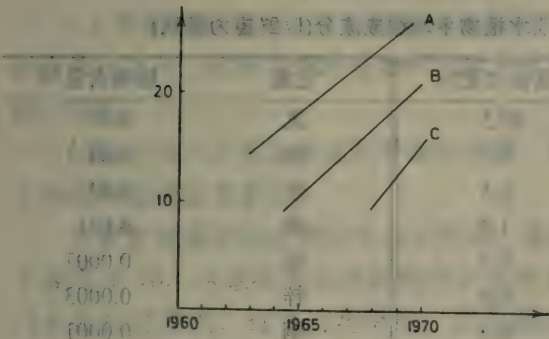


图 7.10 三段 Vierwaldstattersee 中总磷和时间的坐标图。

A. Kreutzrichter 湖 B. Gersauer 湖 C. Urner 湖

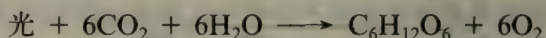
大约有 16~20 个元素是淡水植物生长必需的，表 7.8 列出植物组织中必要元素的相对数量。目前对富营养的关注与氮磷的迅速增长有关，这些元素的浓度在正常情况下相对低。两者之中，磷是富营养化的主要原因，因为磷是大多数湖泊藻类生长的

限制因子，但如前面提及的及图 7.1 证明的，在以往十来年间磷的使用大大增加了。

过去由于广泛的侵蚀作用消耗了土壤的氮，东非许多湖泊中的氮是有限的。但是，现在由于含有与氮相比相对多的磷的污水排放引起的磷浓度急剧增加，湖泊中的氮可能成为限制的。藻类用氮比磷多 4~10 倍，污水一般含有氮比磷多 3 倍，大量的氮通过硝化作用损失（硝酸根⁻ > N₂）。

浮游植物的生长是富营养化的关键过程，因此，理解调节生长的反应过程很重要。

许多湖泊都详细地测定过初级生产。这个过程代表有机物的合成。整个过程可总结为下式（详见 3.5 节）：



浮游植物的组份不是固定的（注意表 7.8 仅给出平均浓度），但在一定程度上反映水的浓度。即如果磷的浓度高，浮游植物会吸收相对多的磷，这称为过度吸收。

表 7.8 淡水植物平均组成成分(以鲜重为基础)

元素	植物含量%	元素	植物含量%
氧	80.5	氯	0.06
氢	9.7	钠	0.04
碳	6.5	铁	0.02
硅	1.3	硼	0.001
氮	0.7	锰	0.0007
钙	0.4	锌	0.0003
钾	0.3	铜	0.0001
磷	0.08	钼	0.00005
镁	0.07	钴	0.00002
硫	0.06		

以表 7.8 可看到，浮游植物主要由碳、氧、氢、氮和磷组成。没有这些元素就没有藻类生长。这就是上面及 3.4.1 节提到的有限营养盐概念。已被利比希建立为最小因子定律。定律认

为，任何生物的产量由物质的丰富度决定，与生物所需要的在环境中最贫乏的物质有关 (Hutchinson, 1970)。但是，由于过分简单化，这个概念已被相当误用了。首先，生长可以不只受一种营养盐限制，上面提到的组份并不固定，而是随环境组份而变化。而且，在营养盐被利用之前生长不会达到最大速率，然后中止，而是营养物质稀少时生长率就下降。

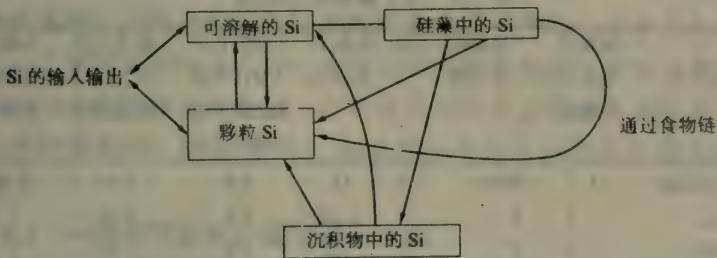


图 7.11 硅循环。

3.5 节中讨论过，在浮游植物生长和营养物浓度之间关系中如何考虑这点。这里考虑的是如何同时考虑几种有限营养物质的相互作用。

问题的另一方面是考虑营养物的来源。给最主要的营养物建立物质平衡式是重要的。

导致富营养化的过程往往如下所述：寡营养水的 $N:P$ 比大于或等于 10，这意味着从浮游植物的需要来说磷比氮少。如果污水排放进湖泊，这个比将降低。因为城市污水的 $N:P$ 比是 3:1，结果相对于浮游植物的需要来说，氮比磷少。但是，在这种情况下，解决藻类过量生长的最好办法不是从污水中除去氮。因为物质平衡公式显示，固氮藻将给湖泊输入不可控制的氮。所以有必要给营养物建立一个物质平衡公式，这公式往往会显示从固氮蓝绿藻，降雨和支流输入的氮比从污水中除去氮有更大的影响。另一方面，物质平衡式会显示磷输入（往往超过 95%）主要来自污水，这意味着与从污水中除去氮相比，除去磷是一种更

好的管理。即重要的并不是哪个营养物最受限制，而是哪个营养物最容易成为限制藻类生长的因子。

7.4.2 富营养化模型综述

已经建立了几个复杂性较高的富营养化模型。与其它模型一样，正确的模型复杂性依赖于可利用的数据和生态系统。表 7.9 综述几个富营养化模型。

表 7.9 几个富营养化模型

模 型	每层或 每段状态 变量数	考虑的 营养物	段	维量(D) 或层(L)	不变的化学 计量(CS)或 独立的营养 物循环(NC)	校正过的 (C)或 / 及 验证过的 (V)	文献中 实例研 究数目
Vollenweider	1	P(N)	1	1L	CS	C+V	许多
Imboden	2	P	1	2L, 1D	CS	C+C	3
O'Melia	2	P	1	1D	CS	C	1
Larsen	3	P	1	1L	CS	C	1
Lorenzen	2	P	1	1L	CS	C+C	1
Thomann 1	8	P, N, C	1	3L	CS	C+V	1
Thomann 2	10	P, N, C	1	7L	CS	C	1
Thomann 3	15	P, N, C	67	7L	CS	-	1
Chen & Orlob	15	P, N, C	n	7L	CS	C	至少 2
Patten	33	P, N, C	1	1L	CS	C	1
Di Toro	7	P, N	7	1L	CS	C+V	1
Biermann	14	P, N, Si	1	1L	NC	C	1
Canale	25	P, N, Si	1	2L	CS	C	1
Jørgensen	17	P, N, C	1	1~2L	NC	C+V	17
Cleaner	40	P, N, C, Si	n	nL	CS	C	许多
Nyholm	7	P, N	1~3	1~2L	NC	C+C	13

该表指明模型的特征，已被应用的研究实例数（当然各个研究实例有一些改动，通用模型并不存在，地点特性应在有选择的修改中反映出来）及模型是否被校正或验证过。

下面提出能在数据缺乏的情况下使用的一些最简单的模型，这些模型使读者对建立富营养化模型所涉及的问题有一个好的印象。

简单的富营养化模型依据如下三步:

- 1) 确定或计算营养物负荷。
- 2) 预测营养物浓度 (通常仅考虑一种营养物)。
- 3) 预测富营养化。

这三步介绍如下。

当然不可能详细地处理所有较复杂的模型。所以只能选择一个作较详细的介绍。富营养化模型十分清楚地阐明生物地化模型中的思想。因此详细说明模型的有效性及其预测性是有意义的。应用一个相对复杂的富营养化模型获得的结果表明: 只要花费足够的气力去获得良好的数据, 并对所考虑的生态系统具有良好的生态学背景知识, 那么应用生态模型在今天还是能取得预期的结果。

7.4.3 一些相对简单的富营养化模型

确定营养物平衡是所有富营养化模型的基础。有可能测量浓度和进出流的流率, 或者有可能计算营养物负荷, 但在数据不可利用时, 所用的计算方法仅是推荐性的。

I. 计算湖泊的营养物负荷

第一步是建立湖泊系统的营养物平衡。这样, 就是缺乏具体数据, 也有可能给出一些基本线索。

a) 来自土地的自然 P 和 N 负荷

表 7.10 表示根据地质分类磷(E_P)和氮(E_N)的输出格式。

数字根据如下参考文献的解释: Dillion 和 Kirchner(1975)、Loenholdt(1973)及(1976)、Vollenweider(1968)及 Loehr(1974)。

为了计算一个湖泊的自然营养物负荷, 必须知道: 1) 进入湖泊的每个支流的流域面积 A_i , 2) 按地质和土地情况分类。

因此, 由土地提供给湖泊的磷 (I_{Pl}) 和氮 (I_{Nl}) 的总量可用下列方程计算:

$$I_{Pl}(\text{mg y}^{-1}) = \sum_{i=1} A_i(\text{m}^2) E_P (\text{mg m}^{-2} \text{y}^{-1}) \quad (7.69)$$

$$L_{NI}(\text{mg y}^{-1}) = \sum_{i=1} A_i(\text{m}^2) E_N (\text{mg m}^{-2} \text{y}^{-1}) \quad (7.70)$$

表 7.10 磷 (E_P) 和氮 (E_N) 的输出格式 ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{y}^{-1}$)

土地利用	地质分类 火成岩	E_P 沉积	地质分类 火成岩	E_N 沉积
森林径流				
范围	0.7~9	7~18	130~300	150~500
平均	4.7	11~7	200	340
森林+牧草				
范围	6~12	11~37	200~600	300~800
平均	10.2	23.3	400	600
农业区				
柑桔	18			2240
牧草	15~75			100~850
作物田	22~100			500~1200

b) 来自降水中的自然 P 和 N

表 7.11 由下列文献汇编, Schindler 和 Nighswander(1970), Armstrong 和 Schindler(1971), Barica 和 Armstrong(1971), Dillon 和 Rigler(1974a), Lee 和 Kluesenser(1971)和 Jørgensen 等人 (1973)。根据每年降水量 P (mm y^{-1}) 有可能发现降水中磷 (I_{PP}) 和氮 (I_{NP}) 的提供量。

$$\begin{aligned} I_{PP}(\text{mg y}^{-1}) &= PC_{PP}A_S \\ I_{NP}(\text{mg y}^{-1}) &= PC_{NP}A_S \end{aligned} \quad (7.71)$$

其中 A_S 为湖泊的表面积, C_{PP} 和 C_{NP} 是雨水中的磷和氮浓度 (见表 7.11)。

c) 人工的 P 和 N 负荷

计算提供给湖泊的人工营养物必须根据每人每年的数据, 必须注意选择适当的值。必须考虑如下几点:

- 1) 每人每年的排放量约为 800~1800gP 和 3000~3800gN。
- 2) 机械处理除去 10~15%的营养物。
- 3) 生物处理除去 10~15%的营养物。
- 4) 化学沉降除去 80~90%的磷。

5) 不同特征的化粪池滤床对总磷的滞留系数 R 如表 7.12 所示(Brandes 等人 1974)。化粪池滤床对总氮的滞留系数为 0.01~0.1。

表 7.11 雨水中的营养盐浓度($\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$)

	C_{PP}	C_{NP}
范 围	0.025~0.1	0.3~1.6
平 均	0.07	1.0

表 7.12 滞留系数(Brandes 等人, 1974) D = 粒子大小

滤 床	R_s
4%积泥 96%沙(70cm)	0.76
75cm 沙 $D=0.3\text{mm}$	0.34
75cm 沙 $D=0.6\text{mm}$	0.22
75cm 沙 $D=0.24\text{mm}$	0.48
75cm 沙 $D=1.0\text{mm}$	0.01
10%积泥 90%沙(37cm)	0.88
50%石灰石 50%沙(37cm)	0.73
粉沙(70cm)	0.63
50%粘土粉沙 50%沙(37cm)	0.74

根据上面指明的几点考虑, 能发现磷 (I_{PW}) 和氮 (I_{NW}) 负荷。

II. 湖泊营养物浓度的预测

Vollenweider(1969)假定湖泊中磷浓度随时间的变化等于加到每单位体积上的供应量减去沉积损失和流出损失。

$$d \frac{[P]}{dt} = \frac{I_{Pl} + I_{PP} + I_{PW}}{V} = -s[P] - r[P] \quad (7.72)$$

其中[P]表示总磷浓度($\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$), V 是湖泊体积 (l), s 是沉积率 (y^{-1}), r 是冲刷率 (y^{-1}), r 等于 Q/V , Q 是每年流出的湖水总量 ($\text{l} \cdot \text{y}^{-1}$).

这个方程能解析地解出:

$$[P] = \frac{I_P}{V(s+r)} - \left(1 - \frac{V(r+s)[P_0]}{I_P} \right) e^{-(r+s)t} \quad (7.73)$$

$$I_P = I_{PI} + I_{PP} + I_{PW} \quad (7.74)$$

氮浓度[N]的方程与[P]的方程平行。稳态解为

$$[P] = I_P / r+s \quad (7.75)$$

$$[N] = I_N / r+s \quad (7.76)$$

其中

$$I_N = I_{NI} + I_{NP} + I_{NW} \quad (7.77)$$

这里可看出计算或测量 Q 是必要的。在某些情况下, 可计算长期的平均入流(Q_{in}):

$$Q_{in} = A_l \cdot [P](1-k') \quad (7.78)$$

其中 k' 是蒸发对降水之比, 一定地理区域的 k' 往往是已知的。 Q 可根据水量平衡求得:

$$Q = Q_{in} + A_s \times P - A_s \times E_v \quad (7.79)$$

式中: E_v 代表蒸发($\text{m} \cdot \text{y}^{-1}$).

这些计算唯一可替代的途径是测量 Q 或 Q_{in} 。确定沉积率 s 是相当困难的。但是, 可以用滞留系数 R (等于经过流出未受损失的负荷所占的分数)。Kirchner 和 Dillon(1975)用多元回归分析确定 R 与 Q/A_s (单位面积的水负荷) 是高度相关的。

预测 R 的方程为

$$R = 0.426 \exp \left(-0.271 \frac{Q}{A_s} \right) + 0.574 \exp \left(-0.00949 \frac{Q}{A_s} \right) \quad (7.80)$$

如果研究的湖泊有一个或几个上游湖泊足以滞留大量由流域提供的营养物, 那么可以考虑计算提供给上游湖泊的营养物量、湖泊的滞留系数 R_A , 并把提供量乘以 $(1-R_A)$ 得出迁移到下游湖

泊的分数。

已得出了磷的上面提及的滞留系数，在斯堪的纳维亚 18 个湖泊中进行的计算显示氮的 R 相对比磷的低 10~20% (平均 16%)。

用 R 而不是 s 导致如下基本方程：

$$[P] = \frac{I_P(1-R)}{V_r} - \left(1 - \frac{V_r P_0}{I_P(1-R)}\right) e^{-\frac{r}{1-R}t} \quad (7.81)$$

在稳定状态下：

$$[P] = \frac{I_P(1-R)}{V_r} \quad (7.82)$$

氮的方程是相似的，仅用一个低 16% 的 R 值。

Imboden(1974)提出一个磷的二室模型。模型考虑一个分层的湖泊，包括输入、输出，湖泊上层和下层之间的交换，及底泥中的交换。应用溶解磷和颗粒磷的四个微分方程，模型已被改进 (Imboden 和 Gohter 1978, Imboden, 1979)，营养物和生物量浓度表为随时间和深度变化的连续函数，并用米氏运动方程代替一级运动方程。O'Melia(1974)和 Snodgrass 及 O'Melia(1975)建立了一个相似的模型，但并不包括磷从底泥中的释放，而考虑依赖于深度的湍流扩散率。

Larsen 等人(1974)把 Vollenweider 和 Snodgrass-O'Melia 的模型应用到明尼苏达州的 Shagawa 湖时，该模型低估了湖泊上层磷的实际数量。然后他们应用了一个稍复杂的模型，湖泊上层的三室模型，模型包括把藻类作为可溶活性磷的吸收源和颗粒磷向可溶磷的转化。这个模型的基本方程是：

$$\begin{aligned} \frac{dPA}{dr} = & MYMAX(T) \cdot LIGHT \cdot \frac{PS}{KP + PS} \cdot PA \\ & - (CONR1 + SETTLL1 + \rho_w) \cdot PA \end{aligned} \quad (7.83)$$

$$\begin{aligned} \frac{dPS}{dr} = & \frac{PSIN}{VE} - MYMAX(T) \cdot LIGHT \cdot \frac{PS}{KP + PS} \cdot PA \\ & + CONR2 \cdot PP + \rho_w PS \end{aligned} \quad (7.84)$$

$$\frac{dPP}{dr} = \frac{PPIN}{VE} + CONR1 \cdot PA + (CONR2 - SETTTL2 + \rho_w)PP \quad (7.85)$$

其中:

PA 是藻类中磷的浓度[ML⁻³];

LIGHT 由于湖泊上层中光的利用而使 MYMAX(T)减少的分数;

MYMAX(T)为浮游植物最大生长率, 是温度(T⁻¹)的函数;

KP 磷的半饱和常数[ML⁻³];

CONR1 藻类中磷转化为颗粒磷的速率常数(T⁻¹);

CONR2 颗粒磷转化为可溶性磷的速率常数(T⁻¹);

PP 颗粒磷(非藻类)的浓度[ML⁻³];

PPIN 向湖泊上层提供颗粒磷的速率[MT⁻¹];

PS 溶解磷的浓度[ML⁻³];

PSIN 向湖泊上层提供颗粒磷的速率[MT⁻¹];

SETTTL1 藻类磷沉降的速率常数(相应的沉降速率为 0.02m 天⁻¹);

SETTTL2 非藻类颗粒磷沉降的速率常数(相应的沉降速率为 0.04m 天⁻¹);

T 温度;

VE 湖泊上层的体积[L³];

ρ_w 冲刷系数 (t⁻¹)。

Lorenzen 等人(1976)建立了一个模型, 仅有二个微分方程, 一个为可溶解的磷, 一个为底泥中可交换的磷。

$$\frac{dPS}{dt} = \frac{PSIN}{VL} + \frac{K_2 \cdot AREA \cdot PSED}{VL} - \frac{K_1 \cdot AREA \cdot PS}{VL} - \frac{Q}{VL} \cdot PS \quad (7.86)$$

$$\frac{dPSED}{dt} = \frac{K_1 \cdot AREA \cdot PS}{VS} - \frac{K_2 \cdot AREA \cdot PSED}{VS}$$

$$-\frac{K_1 K_3 \cdot \text{AREA} \cdot \text{PS}}{\text{VS}} \quad (7.87)$$

式中:

AREA = 湖泊的表面积[L²]

K₁ = 磷向底泥迁入的速率[LT⁻¹]

K₂ = 磷从底泥迁出的速率[LT⁻¹]

K₃ = 输入底泥的总磷中不可交换的分数

PS_{ED} = 底泥中可交换磷的总浓度[ML⁻³]

VS = 底泥体积[L³]

Q = 流出量[L³T⁻¹]

VL = 湖泊体积[L³]

模型的目的是预测负荷率显著变化之后湖泊的长期变化, 因此 PSIN 被理解为 PS 的年负荷量, Q 为每年的流出量, K₁ 和 K₂ 都以 m · y⁻¹ 为单位。

方程可解析地解出, PS 的稳态解为

$$\text{PS}_\infty = \frac{\text{PSIN}}{Q + K_1 K_3 \cdot \text{AREA}} \quad (7.88)$$

除了简单性之外, 这个模型的特点是它考虑了底泥积累的磷, 及输入到底泥的总磷中仅一部分可用于交换。更复杂的模型并不包括底泥中磷的这一重要特性, 虽然对于湖泊的长期变化, 这是很重要的, 因为湖泊系统中大部分磷积累于底泥中。

这个模型的参数通过如下步骤估计。已知负荷速率, 水中和底泥中的平均浓度时:

1) 估计 K₃

$$2) \text{ 由于: } K_1 K_3 = \frac{\text{PSIN} - \text{PS}_\infty \cdot Q}{\text{PS} \cdot \text{AREA}} \quad (7.89)$$

因此能计算出 K₁

3) 从 PS 计算 K₂

$$K_2 = \frac{\text{PS}_\infty}{\text{PS}_{\text{ED}_x}} \cdot K_1 (1 - K_3) \quad (7.90)$$

稳态水对底泥中磷浓度之比由下式给出(解析解):

$$\frac{PS_{\infty}}{PSED_{\infty}} = \frac{K_2}{K_1} \frac{1}{1 - K_3} \quad (7.91)$$

这模型被用于华盛顿湖, 应用 1941~1950 年的数据, 根据 $K_3=0.6$ 计算出一系列模型常数。根据底泥分析能求出 K_3 (Kamp-Nielsen 曾报道了更详细的磷在水-泥中交换的研究, 1975)。1955~1970 期间的观察显示磷负荷量增加一直到 1964 年, 然后下降, 这与模型所预测的相符。但是, 如用 $K_3=0.5$, 会给出一个更好的结果(图 7.12)。

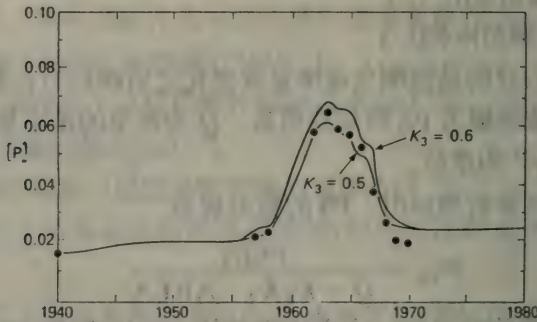


图 7.12 华盛顿湖中计算的及观察的(·)年总磷平均浓度($\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$)。

Lappalainen(1975)改进了 Volleweider 的方法, 把湖泊的状态考虑为湖泊体积、排放和磷输入的函数。这个模型确定了一个把湖泊 e 层的氧浓度与磷的净沉积联系起来的回归方程。模型包括磷的沉积、体积、排放和磷输入之间的关系。这个沉积子模型和回归方程被用于构成预测湖泊 e 层氧浓度的模型。模型用于决定边界磷输入量, 可与以前文献中给出的负荷量作比较。

Ⅲ. 富营养化的预测

Dillon 和 Rigler(1974)和 Sakamoto(1966)建立了一个估计氮磷比大于 12 的夏天水中平均叶绿素浓度的(Chl.a)的关系式:

$$\log_{10}(\text{chl.a}) = 1.45 \log_{10}(P) 1000 - 1.14 \quad (7.92)$$

在 $N:P$ 比 <4 的情况下, 根据 8 个研究实例, 得出下列方程:

$$\log_{10}(\text{chl.a}) - 1.4 \log_{10}(N) = 1000 - 1.9 \quad (7.93)$$

N 和 P 以 mg l^{-1} 为单位, chl.a 以 $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ 为单位。如果 N/P 比在 $4 \sim 12$ 之间, 则建议使用由这两方程求得的 chl.a 的最小值。Dillon 等人(1975)还建立了透明度板 (赛克板) 的透明度 (SE) 和 chl.a 之间的一个关系式, 如图 7.13 所示。应用方程 (7.81) 意味着作为时间函数的 P 或 / 及 N 是已知的。但是, 用半衰期 ($t_{1/2}$) 可能更方便, 因为表达式是指数型的, 从 (7.72) 和 (7.81) 式我们得到:

$$t_{1/2} = \frac{(\ln 2)(1 - R)}{r} \quad (7.94)$$

上面提出的简单模型作为预测工具决不可能同根据较精确的数据和考虑更多过程的模型相比。但是, 能用简单模型获得半定量的估计比毫无所知要强些。

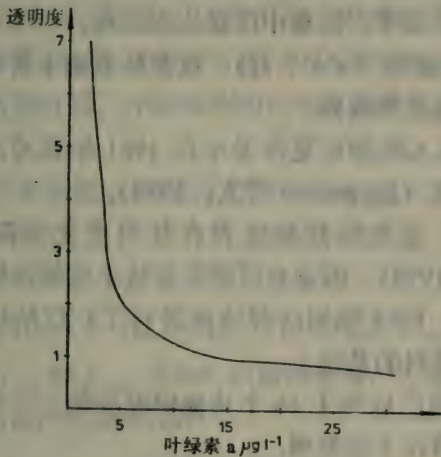


图 7.13 透明度(m)对(chl.a)的坐标图。

考虑从自然源和人工源向湖泊输入 P 和 N 的估计方法。从方程 (7.81) 有可能估计湖泊水中 P 的浓度, 它是时间的函数。

N 浓度可用相似的方程组估计。

这些考虑可转换成由方程(7.92)及 / 或(7.93)确定的叶绿素浓度, chl.a 已知时, 可求得透明度, 如图 7.13。

用这种途径有可能测验不同的废水处理项目并回答诸如是否应去除 N 或 P, 如果要将透明度增进一倍或更多: 怎样才能增加效率之类的问题。

7.4.4 复杂的富营养化模型

选出图 2.1、2.9 及修改过的图 2.10 所示的模型作为说明中等程度复杂的富营养化模型的例子, 表 2.9 及图 2.14 所示的结果也与这个模型有关。

为 Glumsoe 湖建立的这个模型作为研究实例, 有如下优点:

(1) 湖泊很浅 (平均深度 1.8m), 不发生温跃层。研究实例是相对简单的。

(2) 湖泊很小 (体积 $420,000\text{m}^3$), 混合良好, 这意味着模型不需要考虑流体动力学, 能集中注意生态过程。

(3) 周转时间很短 (<6 个月), 这意味着由于管理造成的经济变化能相当快地被观察到。

(4) 营养物输入的彻底更改发生在 1981 年春天, 已经观察了随后的水质变化 (Jørgensen 等人, 1984)。

(5) 独特性, 变化的预测发表在任何变化实际发生之前 (Jørgensen 等人 1978), 因此有可能验证这个预测。

(6) 在 1973~1984 期间已对该湖进行了广泛的研究, 因此模型建立在大量资料的基础上。

同时, 模型也已应用于 16 个其他研究实例——当然, 作了必要的修改, 这将在下面提到。

由于模型对 Glumose 湖适用性的综合研究, 对在彻底更改负荷量情况下模型的预测已在相同模型修改后广泛应用过程中验证了这一独一无二的特征, 这个模型可能是迄今发表的已被检验过的最好的富营养化模型。它意指许多结果都表示在几乎没有改

变负荷量情况下验证, 预测的精确性和普遍适用性有关的结果 (见第 8 章)。下面及第 8.3.2 节强调了这些结果。

在建立模型之前研究了 GLumose 湖的生态学 (Jørgensen et al., 1973)。相当仔细地按照 2.2 节中提出的建模步骤, 因而能得到一个模型, 它具有作为管理工具时所需要的预测力。

图 2.1 和 2.9 是模型中氮流和磷流的概念框图。图 2.9 给出了磷过程的方程, 相同的方程对氮过程和碳过程成立。许多方程能在其他富营养化模型及单元过程的章节中找到。在这里就没有必要给出模型的所有方程。下面给出模型最显著的特点来说明典型的建模考虑。

浮游植物的生长是一个二步过程:

(1) 按米氏运动学吸收营养物。(2) 由内在物质浓质确定生长。换句话说, 考虑磷、氮和碳的独立的营养循环。浮游植物生物量以及藻类细胞中碳、磷和氮都必须包括在内作为状态变量, 单位都以 g/m^3 表示。与不变的化学计量法相比, 这是复杂的。但如 Jørgensen(1976)已指出的, 对浮游植物生长用较简单的非因果关系的米氏运动学方程, 不可能得到浮游植物最高浓度和生长的精确时间。浮游动物和鱼中氮和磷之比包括在模型中以保证元素守恒。

用生长率系数 μ 描述浮游植物的生长, 生长率系数受四个因素的制约。

温度因素:

$$FTI = \exp(A(T - T_{opt}))(T_{max} - T) / (T_{max} - T_{opt})A(T_{max} - T_{opt})$$

其中: A , T_{opt} 和 T_{max} 是物种依赖的常数, T 是温度。

细胞内氮(NC)的因素:

$$FN3 = 1 - NC_{min} / NC \quad (7.95)$$

细胞内磷(PC)的因素:

$$FP3 = 1 - PC_{min} / PC \quad (7.96)$$

同样地, 细胞内碳(CC)的因素:

$$FC3 = 1 - CC_{\min} / CC \quad (7.97)$$

NC, PC 和 CC 由营养物吸收率确定:

$$UC = UC_{\max} \cdot FC1 \cdot FC2 \cdot FRAD \quad (7.98)$$

$$UN = UN_{\max} \cdot FN1 \cdot FN2 \quad (7.99)$$

$$UP = UP_{\max} \cdot FP1 \cdot FP2 \quad (7.100)$$

其中: UC_{\max} , UN_{\max} 和 UP_{\max} 为物种依赖常数 (最高吸收率); 一般来说, 研究的植物个体越小, UC_{\max} 越大。FC1, FN1 和 FP1 是吸收制约的表达式:

$$FC1 = (FCA_{\max} - FCA) / (FCA_{\max} - FCA_{\min}) \quad (7.101)$$

$$FN1 = (FNA_{\max} - FNA) / (FNA_{\max} - FNA_{\min}) \quad (7.102)$$

$$FP1 = (FPA_{\max} - FPA) / (FPA_{\max} - FPA_{\min}) \quad (7.103)$$

其中 FCA_{\max} , FCA_{\min} , FNA_{\max} , FNA_{\min} , FPA_{\max} , FPA_{\min} 各表示浮游植物所含营养物和最高及最低量的常数。FCA, FNA 及 FPA 由 $CC / PHYT$, $NC / PHYT$, 及 $PC / PHYT$ 确定。FC2, FN2 和 FP2 为湖中营养物水平引起的吸收制约。

$$FC2 = C / KC + C \quad (7.104)$$

$$FN2 = NS / NS + KN \quad (7.105)$$

$$FP2 = PS / PS + KP \quad (7.106)$$

可看出, 这些表达式依据米氏(Michaelis-Menten)公式。FRAD 是一个复杂的表达式, 涉及太阳辐射的影响。该影响综合深度及自身遮荫效应。现在可用微分方程确定细胞内氮、磷和碳:

$$\frac{dNC}{dt} = UN \cdot PHYT - \left(SA + \frac{GZ}{F} + \frac{Q}{V} \right) NC \quad (7.107)$$

$$\frac{dPC}{dt} = UN \cdot PHYT - \left(SA + \frac{GZ}{F} + \frac{Q}{V} \right) PC \quad (7.108)$$

$$\frac{dCC}{dt} = (UC - RC) \cdot PHYT - \left(SA + \frac{GZ}{F} + \frac{Q}{V} \right) CC \quad (7.109)$$

式中: PHYT 是浮游植物浓度, GZ 是与浮游动物总生长相应的捕食率, F 是产量因子 (约为 $2/3$), Q 出流率, V 体积, RC

是呼吸率, 为

$$RC = RC_{\max} \cdot \left(\frac{CC}{CC_{\max}} \right)^{2/3} \quad (7.110)$$

由于底泥积累营养物, 定量描述物质流从底泥到水体的过程是重要的。底泥中积累的成分再溶解到湖水中会达到什么程度? 氮和磷的水和泥之间的交换过程已被广泛研究过, 因为这些过程对湖泊的富营养化很重要。Chen 和 Qrlob(1975)忽略了泥和水之间的交换, 如 Jørgensen et al (1975)指出的, 这将不可避免地给出一个错误的预测。Ahlgreen (1973)应用了泥和水之间营养物的一个稳定的流量。Dahl Madsen et al (1974)用一个简单的一级动态公式描述交换过程。Jørgensen et al (1975)建立了一个较全面的磷交换子模型 (图 7.14), 沉积物(S)分成碎屑物 $S(S_{\text{detritus}})$ 和净 $S(S_{\text{net}})$, 碎屑物 S 由于水体微生物活动而矿物化, 净 S 实际上是迁移到底泥中的物质。净 S 也可分成两份:

$$S_{\text{net}} = S_{\text{net},s} + S_{\text{net},e} \quad (7.111)$$

其中 $S_{\text{net},s}$ = 底泥中不可交换的稳定的部分,

$S_{\text{net},e}$ = 底泥中可交换的不稳定部分。

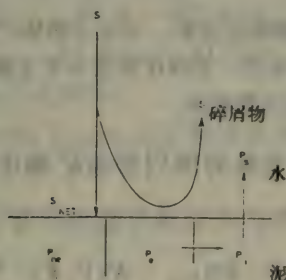


图7.14 S沉积物划分成 S_{detritus} 和 S_{net} ; P_{ne} 为不稳定底泥中不可交换的磷, P_e 为不稳定底泥中可交换的磷, P_i 为底泥中的磷, P_s 溶于水中的磷。

相应地, P_{ne} 和 P_e 为不可交换的和可交换的磷浓度 (都根据底泥中干物质总量), 也能区别开来。底泥中磷剖面图分析 (图

7.15) 给出沉积磷的可交换和不可交换部分之比(f):

$$f = \frac{S_{\text{net},e}}{S_{\text{net},s}} = \frac{dPE}{dt} = \alpha f PS_{\text{net},s} \quad (7.112)$$

式中 $PS_{\text{net},s}$ = 沉积于稳定底泥中的磷($\text{mg} \cdot \text{m}^{-3} \cdot 24\text{h}^{-1}$), α = 水浓度单位转换成底泥浓度单位的因子($\text{mg} \cdot \text{P} \cdot \text{kg}^{-1}\text{DM}$)。 $PS_{\text{net},s}$ 可从底泥剖面研究中找到。底泥稳定层的增加率可用许多方程找出。例如, 应用铅同位素是快速可靠的方法。

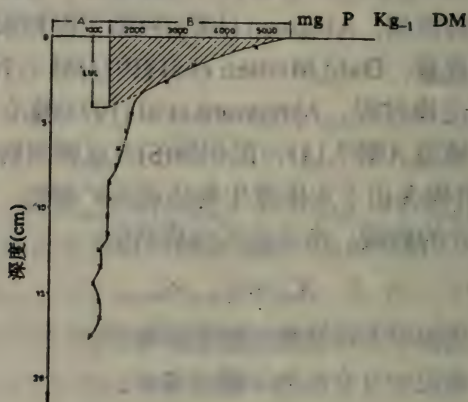


图7.15 Esrom湖底泥分析, 每克干物质中磷的毫克数与深度的坐标图, 斜线区域表示可交换的磷, $f = BA^{-1}$, LUL 是不稳定层。

水体碎屑物中可交换的磷同样被矿物化, 一级反应给出 P_e 转换成 P_i 的较好描述:

$$\frac{dP_e}{dt} = \alpha F \cdot PS_{\text{net},s} - K_5 P_e K_6 T^{-20} \quad (7.113)$$

其中 K_5 = 速率系数, K_6 = 温度系数, T = 温度。

最后, 隙缝水中的磷 (P_i) 将通过扩散从隙缝水迁移到湖水中。这个过程已被 Kamp-Nielsen(1974)研究过, 可用下述经验方程描述 (在 7°C 时有效):

$$P \text{ 的释放} = 1.21(P_i - P_s) - 1.7(\text{mgPm}^{-2}24\text{h}^{-1}) \quad (7.114)$$

式中 P_s 是溶于湖水中的磷，其意为：

$$\frac{dP_i}{dt} = K_5 P_e K T^{-20} - \beta \cdot (1.21(P_i - P_s) - 1.7) \cdot \frac{T}{280} \quad (7.115)$$

其中 β 把底泥浓度单位转换成湖水浓度单位， T 是绝对温度，因为释放率与 T 成正比。这个子模型已在三个研究实例中在实验室检查底泥时验证过 (Jørgensen et al., 1975)。Kamp-Nielsen(1975)在这些方程上加了一个吸收项。

Jacobsen et al.(1975)建立了氮释放的相似子模型。底泥中氮的释放表示为需氧和厌氧条件下底泥中氮浓度和温度的函数。

浮游动物(Z)捕食浮游植物以及鱼(F)捕食浮游动物都用修改后的米氏方程表示：

$$\mu Z = \frac{\text{PHYT} - 0.5}{\text{PHYT} - K_A} \quad \text{和} \quad \mu F = \frac{ZOO - K_S}{ZOO + K_Z} \quad (7.116)$$

其中 K_A 、 K_S 和 K_Z 是常数，这些表达式与 Steele(1974)的一致。

1979~83 期间修改了模型中如下几点，这样就得出更好的验证。

(1) FC3、FN3和FP3改为

$$FC3 = \frac{FCA - FCA_{\min}}{FCA_{\max} - FCA_{\min}} \quad (7.117)$$

FN3 和 FP3 的更改与此相似。

(2) 温度因素中的 T_{opt} 改为夏季湖水中的实际温度，考虑温度适应。

(3) 浮游植物呼吸的温度依赖性改为按 Wetzel (1975)的指数表达式。

(4) FC4 改为

$$FC4 = \frac{CC}{CC_{\max}} \quad (7.118)$$

指数 $2/3$ 对个别细胞是有效的，因为表面积与细胞的重量或体积近似地成正比，但由于这里用的是浮游植物的浓度，指数 $2/3$ 的应用是无关紧要的。

(5) 如上面提到的, 沉积的磷仅一部分是可交换的, 在有关的研究实例中, 发现沉积的磷中 15% 是不可交换的, 可在观察到的底泥磷剖面图上计算出。在新的模型中也区别了可交换的和不可交换的氮 (根据底泥中氮剖面图)。有可能估计不可交换的氮比不可交换的磷高 4~5 倍。由于藻类平均含有氮为磷的 7 倍, 沉积的氮中不可交换部分 (称 KNEX) 可用下式估计:

$$\text{KNEX} = \left(\frac{5}{7} \text{KEX} + \frac{2}{7} \right) \quad (7.119)$$

其中 KEX 是沉积磷中可交换的部分, 在本研究中 $\text{KEX} = 0.85$ 这意味着

$$\text{KNEX} = \left(\frac{5}{7} \cdot 0.85 + \frac{2}{7} \right) = 0.89 \quad (7.120)$$

这些更改给出建模的和观察的氮平衡之间更好的一致。

(6) 最后, 引入浮游动物的环境负荷能力以给出浮游动物和浮游植物的更好的模拟。环境负荷能力往往在生态系统中观察到 (见 6.2 节)。但在本例中它的必要性可能由于太简单不能模拟捕食过程。浮游植物不可能被所有现存的浮游动物种类捕食。一些物种可能以碎屑物作为食物资源。按照这些修改, 浮游动物生长率 (μ_z) 计算为

$$\mu_z = \mu_{z,\max} \cdot \text{FPH} \cdot \text{FT2} \cdot \text{F2CK} \quad (7.121)$$

其中 FPH 定义如上, FT2 是一个温度调节表达式, F2CK 说明环境负荷能力,

$$\text{F2CK} = 1 - \frac{\text{ZOO}}{\text{CK}} \quad (7.122)$$

其中 CK 在本例中为 26mg/l。

应用强化测定定期改善 2.7 节中的参数估计。这种努力的结果可总结如下:

(1) 测验限制因子的联立表达式, 只有二个表达式给出可接受的浮游植物最高生长率及一个可接受的低标准差。这些是 (a) 限制因子的相乘, (b) 限制因子的平均。

(2) 以前应用的温度对浮游植物生长影响的表达式给出的参数标准差太高而不可接受。较好的表达式为

$$FT7 = \exp (T - TOPT) ((TMAX - TOPT)) \cdot A(TMAX - TOPT) \quad (7.123)$$

其中 A 是常数, 等于 0.14。

(3) 有可能作另一个参数估计(表 2.13), 对某些参数给出更可靠的值。营养物负荷的剧烈变化时期的观察可利用时, 还不能说这是否会给出改善的验证。

(4) 对用于过程描述的其他表达式作了证实。

对独立的测量值验证模型很重要。因此, 从 1974 年 10 月 15 日到 1975 年 10 月 15 日做了另一组测量。没有通用的验证方法, 但可应用 WMD(1975)为验证水文模型提出的相同方法。

表 7.13 给出经上述改良后的验证结果, 应用如下数字验证标准:

(1) Y , 验证时期状态变量的剩余误差的变差系数, 定义为:

$$Y = \frac{[\sum (y_c - Y_m)^2]^{1/2}}{n Y_m} \quad (7.124)$$

其中 Y_c = 算出的状态变量值, Y_m = 测得的状态变量值。 n = 比较的数目, \bar{Y}_m = 验证期测量值的平均数。

(2) R , 平均值的相对误差:

$$R = \frac{\bar{Y}_c - \bar{Y}_m}{\bar{Y}_m} \quad (7.125)$$

其中 \bar{Y}_c = 验证期测得值的平均数。

(3) A , 最大值的相对误差:

$$A = \frac{Y_{c,\max} - Y_{m,\max}}{Y_{m,\max}} \quad (7.126)$$

其中 $Y_{c,\max}$ = 验证期算出的状态变量最高值, $Y_{m,\max}$ = 验证期测得的状态变量最高值。

(4) TE , 定时误差:

$$TE = Y_{c,\max} \text{ 的日期} - Y_{m,\max} \text{ 的日期} \quad (7.127)$$

Y 、 R 和 A 给出有关项的误差, 乘以 100, 得到的误差为%。所有测得的状态变量的标准差(Y)为 31%, 这是模型值和测得值比

表 7.13 描述过的模型的数值验证

验证标准	状态变量	值
Y	所有	0.31
R	总磷(P4)	0.26
R	可溶性磷(PS)	0.16
R	总氮(N4)	0.02
R	可溶性氮(NS)	0.14
R	浮游植物(CA)	0.10
R	浮游动物(Z)	0.27
R	生产	0.03
A	总磷(P4)	0.12
A	可溶性磷(PS)	0.18
A	总氮(N4)	0.07
A	可溶性氮(NS)	0.03
A	浮游植物(CA)	0.15
A	浮游动物(Z)	0.00
A	生产	0.08
TE	总磷(P4)	105 天
TE	可溶性磷(PS)	60 天
TE	总氮(N4)	15 天
TE	可溶性氮(NS)	15 天
TE	浮游植物(CA)	0 天*, 120 天**
TE	浮游动物(Z)	60 天
TE	生产	0 天

* 根据测量悬浮物 $1 \sim 60\mu$ 。

** 根据叶绿素。

较的标准差。当 n 组模型值和测得值比较的标准差缩小一倍, 而 n 的数量级为 200 时, 整个湖泊的标准差的平均数值约为 2%, 这是完全可接受的。流体动力学模型的 Y 一般大 5 倍 (WMO, 1975)。产量的相对误差的平均值(R)为 3%, 浮游植物为 10%, 氮为 2%, 都是完全可接受的值, 但总磷的相对误差为 26%, 浮游动物为 27%。总的来说是有点太高, 最大值的相对误差(A)从 0% 到 18%, 是可接受的。模型预测最大产量和最高浮游植物浓度对富营养化模型特别令人感兴趣。相对误差为 8 和 15% 是完全可接受的。预测时间(什么时候最大值出现)的能力用 TE 表示。生产和浮游植物(用 $1\sim 60\mu$ 悬浮物)给出模型值和测得值之间完全的一致。总氮和可溶性氮的 TE 也是可接受的, 而浮游动物和磷的值偏高。验证证明该模型有作为预测工具的价值, 虽然磷和浮游动物的动态有待改良。

如引言中提及的, 这模型已被修改应用于 16 个其他的研究实例。这些都以所论系统的生态学观察为根据, 表 7.14 综述了 17 个研究实例中为了得到实用的模型所作的必要修改。经过 2.7 节所述的校正, 发现最重要的参数全部接近文献中所列的数值范围, 见表 7.15。注意这里所示的参数都通过下列方法求得: (1) 用文献中的值作为初始的猜测; (2) 用强化测量期求得参数良好的第一估计; (3) 模型的第一次粗校正改进参数估计; (4) 用自动校正程序允许最重要的参数有 6~8 次的细校正(对浮游植物浓度最敏感)。这个过程重复至少二次, 只有在发现相同的参数值时, 方可认为校正是满意的。

7.5 湿地模型

7.5.1 引言

Cowardin et al (1979) 定义湿地为水域和陆地生态系统之间过渡的生态系统, 其水位通常在表面或接近表面, 或土地由一层浅水覆盖。与水域和陆地生态系统的建模比较, 湿地建模比较

新。但是最近已建立了几个湿地模型。有林湿地，酸性沼泽，碱性沼泽和冻土苔原的模型已在最近 5~6 年的文献中出现。

表 7.14 根据修改过的 Glumsh 模型所作富营养化研究概况

生态系统	修改	水平
Glumsh, 修正模型 A	基本模型	6
Glumsh, 修正模型 B	不可交换的氮	6
Ringkøbing 湾	分室、固氮	5
Victoria 湖	分室, 温跃层, 其它	4
	食物链	
Kyoga 湖	其他食物链	4
Kobuto Sese Seko 湖	分室, 温跃层, 其他	4
	食物链	
Fure 湖	分室, 固氮, 温跃层	3
Esrom 湖	分室, Si 循环, 温跃层	4
Gyrstinge 湖	水平波动, 底泥暴露	4~5
	于空气	
L yngby 湖	基本类型	6
Bergunda 湖	固氮	2
Broia 水库	大型水生生物, 2 室	1
Great Kattinge 湖	再悬浮	5
Svogerslev 湖	再悬浮	5
Bue 湖	再悬浮	5
Kornerup 湖	再悬浮	5
Balaton 湖	悬浮物吸收	2

注: 水平 1. 选择了概念框图,

水平 2. 进行了验证,

水平 3. 用强化测定校正,

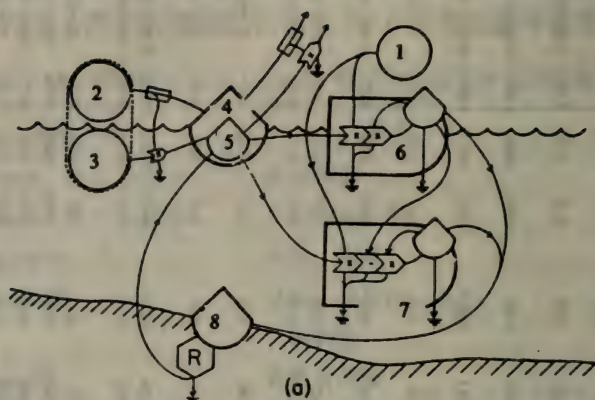
水平 4. 校正整个模型,

水平 5. 验证, 找出了目标函数和回归系数,

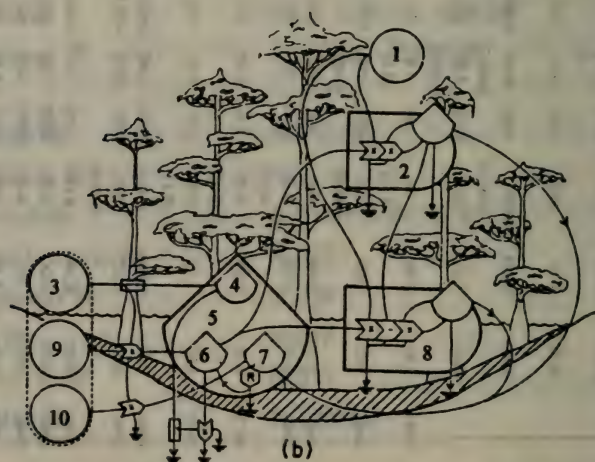
水平 6. 对显著地改变负荷量的预测进行验证,

表 7.15 12 个湖泊富营养化研究中重要参数的比较

参数	UNitt 单位	Glumsej 修正模型 A	Glumsej 修正模型 B	Rindkøbing 湾	Vic. 湖	Fure 湖	Esrom 湖	Gyrstinge 湖	Lynghj 湖	Great Kattinge 湖	Swogerslev 湖	Bue 湖	Kornerup 湖	文献中范围
FNAMIN 每公斤浮游植物生物量中最少的含氮量	0.015	0.035	0.007	0.015	0.015	0.015	0.015	0.015	0.015	0.015	0.015	0.015	0.015	0.015~0.04
FNAMIN 每公斤浮游植物生物量中最大的含氮量	0.10	0.11	0.055	0.10	0.11	0.10	0.10	0.10	0.10	0.10	0.10	0.10	0.10	0.08~0.15
FPAMIN 每公斤浮游植物生物量中最少的含磷量	0.001	0.0015	0.0052 (0.0011)	0.001	0.001	0.001 (0.0013)	0.005	0.004	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001~0.005
FPAMAX 每公斤浮游植物生物量中最大的含磷量	0.013	0.01	0.08 (0.0015)	0.013	0.013	0.02 (0.0015)	0.02	0.02	0.013	0.013	0.013	0.013	0.013	0.013~0.03
CDRMAX 浮游植物最大生长率	(24h) ⁻¹	2.53	1.00	2.5 (1.25)	1.47	3.4 (3.6)	2.5	2.5	1.8	3.0	4.5	4.0	7.5	1~5
KP 磷酸吸收的米氏常数	mg l ⁻¹	0.02	0.02	0.02 (0.005)	0.02	0.02 (0.008)	0.005	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.005~0.03
KN 氮吸收的米氏常数	mg l ⁻¹	0.2	0.84	0.2 (0.05)	0.2	0.2 (0.008)	0.05	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.05~0.5
RCMAX 浮游植物最大呼吸率	(24h) ⁻¹	0.13	0.16	0.13 (0.1)	0.112	0.1	0.1	0.15	0.2	0.13	0.13	0.12	0.13	0.1~0.5
SVS 浮游植物沉降率	m/24h	0.19	0.15	0.19 (0.02)	0.16	0.20	0.2	0.2	0.05	0.16	0.5	0.12	1.2	0.1~0.8
UCMAX 碳吸收的最大速率	(24h) ⁻¹	0.55	1.75	0.96 (0.17)	0.55	0.58	0.55	0.6	0.4	0.55	0.55	0.55	0.55	0.2~1.0
UPMAX 磷吸收的最大速率	(24h) ⁻¹	0.02	0.0025	0.0014 (0.018)	0.0014	0.002	0.0014	0.02	0.008	0.003	0.003	0.003	0.003	0.002~0.01
UNMAX 氮吸收的最大速率	(24h) ⁻¹	0.015	0.023	0.011 (0.018)	0.015	0.016	0.015	0.02	0.012	0.035	0.16	0.13	0.16	0.01~0.05
ZOOMAX 浮游动物最大生长率	(24h) ⁻¹	0.188	0.244	0.188	0.158	5.2	0.036	5.19	0.2	0.15	0.65	0.21	0.29	0.1~0.8
RZMAX 浮游动物最大呼吸率	(24h) ⁻¹	0.028	0.06	0.01	0.039	0.04	0.05	0.03	0.04	0.028	0.028	0.028	0.028	0.02~0.1
DENIT 反硝化率	(24h) ⁻¹	0.03	0.1	0.08	0.0012	0.05	0.2	0.2	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.001~0.1
BETA 浮游植物净消光系数	m ² g	0.18	0.18	0.18 (0.06)	0.18	0.18	0.4	0.18	0.18	0.18	0.18	0.18	0.18	0.1~0.3
KDP 碎屑物中磷的分解速率	(24h) ⁻¹	0.4	0.8	0.4	0.4	0.5	0.5	0.4	0.25	0.4	0.4	0.4	0.4	0.1~1.0



- ① 太阳 ② 水(入流) ③ 营养物 ④ 水 ⑤ 营养物 ⑥ 风眼莲
⑦ 浮游植物和底栖生产者 ⑧ 有机底泥



- ① 太阳 ② 落羽松 ③ 水(入流) ④ 水 ⑤ 底泥 ⑥ 营养物
⑦ 有机物 ⑧ 底层植物 ⑨ 营养物 ⑩ 有机物

图7.16 佛罗里达 (a) 风眼莲沼泽和(b) 落羽松沼泽的概念湿地模型
模型为能量/营养物类型。

Mitsch (1983)已刊出了一篇比这里可能给出的更全面的湿地模型的综述。他区别了能量/营养物模型, 水文模型, 空间生态系统模型, 树木生长模型, 过程模型, 因果模型和区域性能量模型。

图 7.16 给出了第一种类型的两种湿地模型的概念框图。用了 Odum 的能量语言。用的符号在图 4.13 中解释。

本章选择落羽松树丛模拟模型来说明典型的湿地模型。在下节将介绍并阐明湿地模型的一些特征。

7.5.2 落羽松树丛的模型

由于落羽松树丛在废水更新、木材生产、暴雨水滞留、野生生物保护及地下水注入方面的价值, 所以在美国已对它作了研究。这些价值使落羽松树丛成为一个理想的系统来阐明可用模拟模型进行管理。

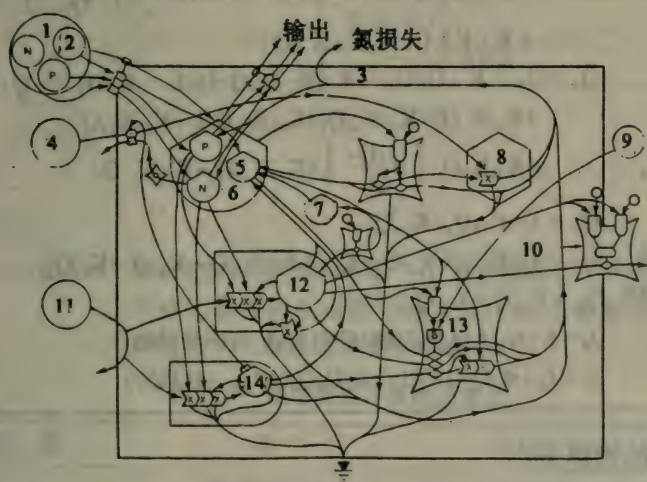


图7.17 佛罗里达落羽松树丛的模拟模型。
模型图经H. T. Odum修改。

- ① 水 ② 有机物 ③ 氮损失再循环 ④ 空气 ⑤ 泥炭
- ⑥ 水 ⑦ 死树 ⑧ 分解 ⑨ 放火 ⑩ 木材收获 ⑪ 太阳
- ⑫⑬ 落羽松 ⑭ 林下植物

模型的概念框图如图 7.17 所示, 它涉及最适产量、火的可能效应及二级废水排放等问题。

模型考虑落羽松树、林下植物、底泥中的四个状态变量(氮、磷、有机泥炭及水)及在湿润和干旱条件下出现的死树。火模拟为可变频率的脉冲, 仅在水位(Q_6)与有机物积累(Q_7)相比低时方对树丛有影响。

表 7.16 落羽松树丛模拟模型

落羽松	$\dot{Q}_1 = K_3 Q_1 Q_3 Q_4 J_r - K_5 Q_1^2 - K_7 Q_1 - K_8 Q_1 \left[\frac{Q_2 Q_7}{Q_6} \right] - K_9 Q_1 - K_{56} Q_1$
林下植物	$\dot{Q}_2 = K_4 Q_2 Q_3 Q_4 J_r - K_{10} Q_2 - K_{11} Q_2 - K_{13} Q_2$
氮	$\begin{aligned} \dot{Q}_3 = & J_5 - K_{29} Q_3 Q_6 - K_{30} K_3 Q_1 Q_3 Q_4 J_r - K_{34} K_4 Q_2 Q_3 Q_4 J_r \\ & + K_{31} K_5 Q_1^2 + K_{35} K_{10} Q_2 Q_{10} + K_{39} K_{15} Q_7 J_7 \\ & + K_{40} K_{16} Q_7 - K_{32} Q_2 Q_3 + K_{36} K_8 Q_1 \left[\frac{Q_2 Q_7}{Q_6} \right] \\ & + K_{37} K_{13} Q_2 + K_{38} K_{17} Q_7 \end{aligned}$
磷	$\begin{aligned} \dot{Q}_4 = & J_4 - K_{21} Q_4 Q_6 - K_{22} K_3 Q_1 Q_3 Q_4 J_r - K_{24} K_4 Q_2 Q_3 Q_4 J_r \\ & + K_{23} K_5 Q_1^2 + K_{25} K_{10} Q_2 + K_{41} K_{15} Q_7 J_7 + K_{42} K_{16} Q_7 \\ & + K_{26} K_8 Q_1 \left[\frac{Q_2 Q_7}{Q_6} \right] + K_{27} K_{13} Q_2 + K_{28} K_{17} Q_7 \end{aligned}$
水	$\dot{Q}_6 = J_3 - K_{18} Q_6 - K_{19} Q_6$
有机泥炭	$\dot{Q}_7 = J_6 + K_7 Q_1 + K_{11} Q_2 - K_{15} Q_7 J_7 - K_{16} Q_7 - K_{17} Q_7 + K_{57} Q_8$
死的落羽松	$\dot{Q}_8 = K_{56} Q_1 - K_{57} Q_8$
太阳光	$J_0 = J_r + K_1 Q_1 Q_3 Q_4 J_r + K_2 Q_2 Q_3 Q_4 J_r \quad (\text{不分层的})$ $J_0 = J_{r2} + K_1 Q_1 Q_3 Q_4 J_{r1} + K_2 Q_2 Q_3 Q_4 J_{r2} \quad (\text{分层的})$

树的燃烧为

$$I = K_8 \cdot Q_1 (Q_2 Q_7 / Q_6) \quad (7.128)$$

其中 K_8 是系数, Q_1 是落羽松生物量, Q_2 林下植物生物量, Q_7 有机泥炭, Q_6 水位, I 火的强度。火的强度超过一定阈值时, 落羽松树被杀死, 按一种线性关系转换成死的直立树。

表 7.16、7.17 和 7.18 给出模型的细节, 例如落叶, 总的初

级生产由每年平均数得出。模型设计运行 100 年。

图 7.18 显示一些模拟结果。

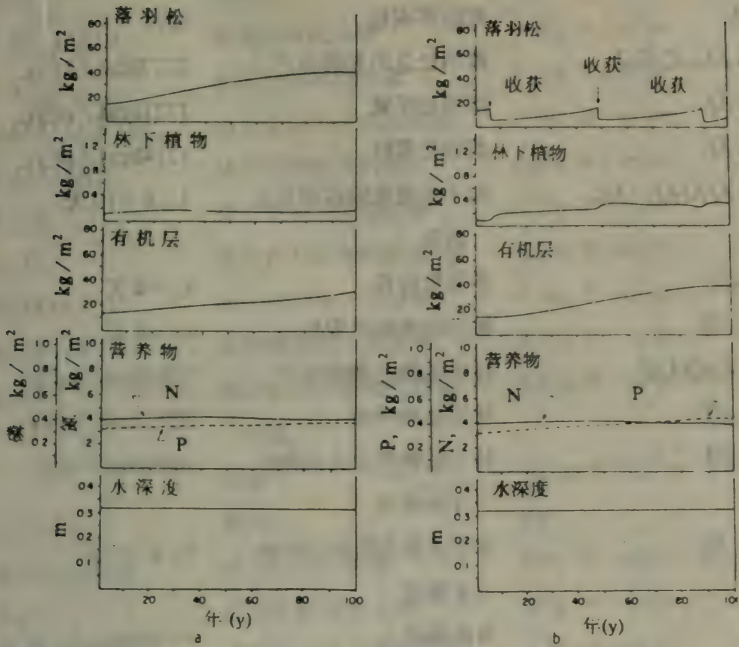


图7.18 落羽松树丛模型的模拟 a) 无干扰条件下100年，开始于落羽松生物量 $15\text{kg}/\text{m}^2$ ，b) 生物量达到 $15\text{kg}/\text{m}^2$ 时收获落羽松树 $10\text{kg}/\text{m}^2$ 。

表 7.17 模型的贮存及途径定义

参 数	描 述	初始值或平均值
Q_1	落羽松生物量	$68,000\text{kcal}/\text{m}^2$
Q_2	林下植物生物量	$400\text{kcal}/\text{m}^2$
Q_3	氮贮存	$4160\text{g}/\text{m}_2$
Q_4	磷贮存	$340\text{g}/\text{m}^2$
Q_6	水贮存	$0.32\text{m}^3/\text{m}^2$

(续表)

参 数	描 述	初始值或平均值
Q_7	有机泥炭贮存	$78,000\text{kcal} / \text{m}^2$
Q_8	死的落羽松	0.0
$K_3Q_{1(2)}Q_3Q_4J_r$	落羽松总的初级生产	$3277\text{kcal} / \text{m}^2\text{yr}$
K_5Q_1	落羽松呼吸	$1721\text{kcal} / \text{m}^2\text{yr}$
K_7Q_1	落羽松落叶	$1214\text{kcal} / \text{m}^2\text{yr}$
$K_8Q_1Q_2Q_7 / Q_6$	由于火损失的落羽松生 物量	$1 / k = 10 \text{ 天}$
K_9Q_1	落羽松收获	$t_{r2} = 4 \text{ 天}$
$K_{56}Q$	被火烧死的落羽松	$t_{r2} = 4 \text{ 天}$
$K_4Q_2Q_3Q_4J_r$	林下植物总初级生产	$2591\text{kcal} / \text{m}^2\text{yr}$
$K_{10}Q_2$	林下植物呼吸	$1295\text{kcal} / \text{m}^2\text{yr}$
$K_{11}Q_2$	林下植物作为有机物贮 存的部分	$1295\text{kcal} / \text{m}^2\text{yr}$
$K_{13}Q_2$	由于火损失的林下植物 生物量	$1 / k = 1 \text{ 天}$
J_6	有机物输入	$0 \sim 1700\text{kcal} / \text{m}^2\text{yr}$
$K_{57}Q_8$	死的落羽松作为有机物 贮存的部分	$1 / k = 20\text{yrs}$
$K_{15}Q_7J_7$	水下地点的分解	$2464\text{kcal} / \text{m}^2\text{yr}$
$K_{16}Q_7$	干旱地点的分解	$536\text{kcal} / \text{m}^2\text{yr}$
$K_{17}Q_7$	由于火损失的有机物	$1 / k = 1 \text{ 天}$
J_3	水输入	$7.9\text{m} / \text{yr}$
$K_{18}Q_6$	水输出	$6.4\text{m} / \text{yr}$
$K_{19}Q_6$	蒸发	$1.5\text{m} / \text{yr}$
J_7	溶氧	$1.1\text{g} / \text{m}^2$
J_4	磷输入	$1.26\text{g P} / \text{m}^2\text{yr}$

(续表)

参 数	描 述	初始值或平均值
$K_{21}Q_4Q_6$	磷输出	0.0
$K_{22}K_3Q_{1(2)}Q_3Q_4J_r$	落羽松吸收的磷	$0.36g-P/m^2yr$
$K_{23}K_5Q_1$	落羽松淋溶出的磷	$0.19g-P/m^2yr$
$K_{26}K_8Q_1Q_2Q_7/Q_6$	由于火来自落羽松的磷	$0.19g-P/m^2yr$
$K_{24}K_4Q_2Q_3Q_4J_r$	林下植物吸收的磷	$0.46g-P/m^2yr$
$K_{25}K_{10}Q_2$	林下植物淋溶出的磷	$0.23g-P/m^2yr$
$K_{27}K_{13}Q_2$	来自林下植物火烧后的磷	$0.23g-P/m^2yr$
$K_{41}K_{15}Q_7Q_7$	磷的再循环—湿分解	$0.34g-P/m^2yr$
$K_{42}K_{16}Q_7$	磷的再循环—干分解	$0.07g-P/m^2yr$
$K_{28}K_{17}Q_7$	来自贮存有机物火烧后 的磷	$0.07g-P/m^2yr$
J_5	氮输入	$10.3g-N/m^2yr$
$K_{29}Q_7Q_6$	氮输出	0.0
$K_{30}K_3Q_{1(2)}Q_3Q_4J_r$	落羽松吸收的氮	$5.6g-N/m^2yr$
$K_{31}K_5Q_1$	落羽松淋溶出的氮	$2.9g-N/m^2yr$
$K_{36}K_8Q_1Q_2Q_7/Q_6$	来自落羽松火烧后的氮	$2.9g-N/m^2yr$
$K_{34}K_4Q_2Q_3Q_4J_r$	林下植物吸收的氮	$6.9g-N/m^2yr$
$K_{35}K_{10}Q_2$	林下植物淋溶出的氮	$3.4g-N/m^2yr$
$K_{39}K_{13}Q_2$	来自林下植物火烧后的 氮	$3.4g-N/m^2yr$
$K_{39}K_{15}Q_7J_7$	氮再循环—湿分解	$12.3g-N/m^2yr$
$K_{40}K_{16}Q_7$	氮再循环—干分解	$2.6g-N/m^2yr$
$K_{38}K_{17}Q_7$	来自贮存有机物火烧后 的氮	$2.6g-N/m^2yr$
$K_{32}Q_2Q_3$	反硝化	$8.1g-N/m^2yr$
		$Q_2=4000$

表 7.18 落羽松树丛模型的参数值

参 数	值	参 数	值
K_1	0.577×10^{-12}	K_{25}	1.8×10^{-4}
K_2	0.982×10^{-12}	K_{26}	1.1×10^{-4}
K_3	2.51×10^{-14}	K_{27}	1.8×10^{-4}
K_4	3.48×10^{-12}	K_{28}	1.3×10^{-4}
K_5	3.72×10^{-7}	K_{29}	0.0
K_7	1.78×10^{-2}	K_{30}	1.7×10^{-3}
K_8	3.74×10^{-7}	K_{31}	1.7×10^{-3}
K_9	63.2	K_{32}	4.87×10^{-7}
K_{10}	3.24	K_{33}	2.0
K_{11}	3.24	K_{34}	2.7×10^{-3}
K_{13}	364	K_{35}	2.7×10^{-3}
K_{15}	2.92×10^{-2}	K_{36}	6.8×10^{-4}
K_{16}	6.87×10^{-3}	K_{37}	1.1×10^{-3}
K_{17}	365	K_{38}	2.0×10^{-3}
K_{18}	20.1	K_{39}	5.0×10^{-3}
K_{19}	4.56	K_{40}	5.0×10^{-3}
K_{21}	0.0	K_{41}	1.3×10^{-4}
K_{22}	1.1×10^{-4}	K_{42}	1.3×10^{-4}
K_{23}	1.1×10^{-4}	K_{56}	1.500
K_{24}	1.8×10^{-4}	K_{57}	0.05

7.6 生态毒物学中的模型

7.6.1 引言

由于人们对有关环境问题的关心迅速增加,过去 10 余年间,对有毒物质模型的兴趣日益增长。

有毒物质模型不同于其他生物地化模型在于:

1) 涉及所有可能的有毒物质的模型需要参数量很大,因此,要用的一般估计方法是十分宽广的,也见 2.7 节。

2) 安全系数应该很高,表示为实际浓度对有害浓度之比。

3) 可能包括一个效应成分, 它把输出浓度和它的效应联系起来。

4) 由于第一、第二点及由于我们对具体过程、致死效应, 拮抗和协合效应方面的知识有限, 使用简单模型有了可能性和需要。

许多有毒物质模型概述在表 7.19 中, 给出了在生态建模领域中可用模型类型的印象。大多数模型反映了对问题和生态系统的良好了解, 可用于作合理的简化。因此, 只有少数几个模型考虑了所有的营养级及所有可能的过程。表中指明的模型特征是状态变量及/或模型中考虑的过程。注意表中考虑建模的有毒物质及过程的数量。

7.6.2 有毒物质的影响与分布建模的原则

对有毒物质的影响和分布建立模型的最困难部分在于得到与环境中有毒物质毒行为有关的知识, 用这些知识作可行的简化。在进入建模顺序之前, 建议明确几个一般应用于生态建模的问题, 见 2.2 节:

A. 获得生态系统所考虑的有毒物质可能过程的尽可能多的知识, 以及应得到的过程定量作用的有关知识。

B. 试图得到环境中有毒物质过程的参数。

C. 用 2.7 节中描述的方法估计所有的参数。

D. 比较 B 和 C 的结果, 如果存在差别, 设法解释这些差别。

E. 估计哪些过程和状态变量是可行的和有关的, 应包括在模型中。如果有疑问, 在这个阶段宁可多包括些过程和变量, 而不能太少。

F. 按生态建模的一般程序建立模型时, 用灵敏度分析、评价单个过程和状态变量的显著性。在许多情况下, 这会导致进一步的简化。

化学、物理和生物过程的描述, 一般按第 3 章中提出的方程。生物和有毒物质之间相互作用中包括的过程如图 7.19 所示。生物从食物或直接从环境(空气和水)中吸收有毒物质。可建立如下方程(符号见表 7.20):

表 7.19 有毒物质模型的例子

有毒物质	模型特征	参考文献
镉	与富营养化模型相似的食物链	Thomann et al. 1974
汞	6 个状态变量: 水、底泥、悬浮物、无脊椎动物、植物和鱼	Miller (1979)
乙烯氯化物	水中的化学过程	Gillette et al. 1974
甲基对硫磷	水中的化学过程, 及苯并噻吩微生物降解, 吸附作用, 2~4 营养级	Lassiter (1978)
甲基汞	单个营养级: 食物吸收、排泄, 代谢生长	Fagerstroem 及 Aasell (1978)
重金属	浓度因子, 排泄, 生物积累	Aoyama et al. (1978)
鱼体中杀虫剂 DDT 和甲氧氯	消化, 浓度因子, 体上吸附, 排泄, 排泄, 化学分解自然死亡率	Leung (1978)
藻类中的锌	浓度、分泌, 水文动态分布	Seip (1978)
海洋中的铜	复杂的结合, 吸附, 铜离子的亚致死效应	Orlob et al (1980)
铅	水文动力学, 降雨, 自由铅离子对藻类、无脊椎动物及鱼类的毒性效应	Lamm 及 Simons (1980)
放射性核素	水文动力学, 衰变, 各种水生物表面的吸收和释放	Gromiec 及 Gloyna (1973)
放射性核素	草、谷物, 蔬菜, 乳, 蛋, 牛肉及鸡肉中的放射性核素, 是状态变量。	Kirschuer 及 Whicker (1984)
云杉林上的 SO_2 , NO_x 和重金属	污染物积累效应的阈值模型, 空气和土壤	Kohlmaier et al (1984)
一般的有毒环境化合物	来自物理化学数据及有限量的实验室验证的公害范围及估计	Bro-Rasmussen 和 Christiansen (1984)
重金属	吸附, 化学反应, 离子交换	
多环芳香烃	迁移, 降解, 生物积累	Bartell, Gardner 和 O'Neill (1984)
持久性有毒有机物	地下水移动, 污染物迁移和积累, 地下水	Uchri (1984)
镉, PCB	液流率(沉降), 沉积反应, 稳定状态食物链子模型	Thomann (1984)
疏水的有机化合物	气体交换, 吸附/去吸附, 水解, 光解, 水文动力学	Schwarzenbach 和 Imboden (1984)
灭蚊灵	水-泥交换过程, 吸附, 挥发, 生物积累	Halfon (1984)
毒素(芳香烃, Cd)	水文动力学, 学积, 再悬浮, 挥发, 光氧化分解, 吸附, 复合(腐殖酸)	Harris et al. (1984)
重金属	水力子模型, 吸附	Nyholm, Nielsen 和 Pedersen (1984)
油膜	迁移和散布, 表面张力的影响, 重力, 气候过程	Nihoul (1984)
酸雨(土壤)	空气动力学, 沉积	Kauppi (1984)
酸雨	C, N 和 S 循环及其对酸性的影响	Arp (1983)

$$\frac{dBIO(n)}{dt} = BIO(n)MY(n)YF(n) - MORT(n) - RESP(n) - MY(n-1) \quad (7.129)$$

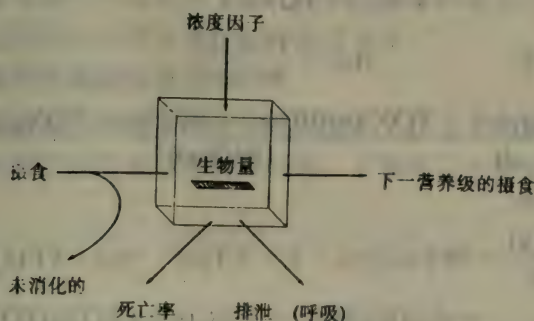


图 7.19 在一营养级上建立有毒物质浓度模型的原则。

表 7.20 符号表

BIO(<i>n</i>)	生物量浓度, 第 <i>n</i> 营养级
C	浓度因子
EXC(<i>n</i>)	排泄率
MORT(<i>n</i>)	死亡率, 第 <i>n</i> 营养级
MY(<i>n</i>)	第 <i>n</i> 营养级的生长率
<i>n</i>	营养级(<i>n</i> =0, 水)
RESP(<i>n</i>)	呼吸率, 第 <i>n</i> 营养级
<i>t</i>	时间
TOX(<i>o</i>)	水中有毒物质浓度(mg/l)
TOX(<i>n</i>)	有毒物质浓度, 第 <i>n</i> 营养级 (mg/l 水)
UT	有毒物质的吸收
YF(<i>n</i>)	摄食的产量因子, 第 <i>n</i> 营养级
YT(<i>n</i>)	有毒物质的产量因子, 第 <i>n</i> 营养级
P(<i>n</i>)	有毒物质的浓度(mg/kg 生物量) = TOX(<i>n</i>) / BIO(<i>n</i>)
P(<i>s</i>)	底泥中有毒物质的浓度(mg/kg · 干物质)

$$\begin{aligned} \frac{d\text{TOX}(n)}{dt} = & \text{BIO}(n)\text{MY}(n)\text{YT}(n) \cdot \gamma(n-1) - \text{MORT}(n)\gamma(n) \\ & - \text{EXC}(n) \cdot \gamma(n) - \text{MY}(n+1) \cdot \gamma(n) \\ & + \text{UT}(n) \cdot \text{TOX}(o) \end{aligned} \quad (7.130)$$

$$\text{由于} \quad \gamma(n) = \frac{\text{TOX}(n)}{\text{BIO}(n)} \quad (7.131)$$

$$\frac{d\gamma(n)}{dt} = \frac{\text{TOX}'(n)\text{BIO}(n) - \text{BIO}'(n) \cdot \text{TOX}(n)}{(\text{BIO}(n))^2} \quad (7.132)$$

我们得到:

$$\begin{aligned} \frac{d\gamma(n)}{dt} = & \text{MY}(n)[\gamma(n-1) \cdot \text{YT}(n) - \gamma(n) \cdot \text{YF}(n)] \\ & + \gamma(n)[\text{RESP}(n) - \text{EXC}(n)] + \text{UT}(n)\text{TOX}(o) \end{aligned} \quad (7.133)$$

但是, 只有很少吸收率的资料可利用, 许多参考文献给出稳态下浓度因子(CF)的信息 (Jørgensen et al., 1979)。这意味着:

$$\frac{d\text{BIO}}{dt} \quad \frac{d\text{TOX}(n)}{dt} \quad \text{及} \quad \frac{d\gamma(n)}{dt}$$

都等于零。在实验条件下, 根据 CF 值, $\text{MORT}(n)$, $\text{MY}(n+1)$ 及 $\gamma(n-1)$ 也为零。这意味着:

$$\text{MY}(n)\text{YF}(n) - \text{RESP}(n) = 0 \quad (7.134)$$

$$-\gamma(n)\text{EXC}(n) + \text{UT}(n)\text{TOX}(o) = 0 \quad (7.135)$$

或

$$\frac{\gamma(n)}{\text{TOX}(o)} = \frac{\text{UT}(n)}{\text{EXC}(n)} = \text{CF} \quad (7.136)$$

$n=0$ 对应于这些方程中的水相。

如果已知 $\text{EXC}(n)$ 或 $\text{UT}(n)$ 及 CF, 则从方程(7.136)能得到 $\text{UT}(n)$ 或 $\text{EXC}(n)$ 。有关参数的估计已在 2.7 节中谈过。在单个营养级上建立有毒物质积累模型的更简单方法将在 7.72 节中讨论。建立有毒物质分布模型的范围往往限于显示有毒物质输入到水生生态系统与不同营养级上近似浓度之间的关系。但是, 浓度

会显示季节性变化, 可能在生长率最大时(夏天)浓度最高(见 Betzer et al., 1974 及 Gallegos et al., 1972)。由于建模的目的在于发现最高浓度级而不是对季节变化建模, 建议对最高生长情况进行建模, 也应找出不同生长率下的浓度水平。

7.6.3 生态毒物学模型的简化

上面已叙述过生态毒物学模型的关键在于作有关的简化。对上述 A~F 问题的回答中可看到可行性。下面用三个说明来介绍简化。

说明 7.2

水生生态系统中铜离子效应和分布的建模。自由铜离子对鱼类和浮游动物非常有害。Daphnia magna (鱼) 的 LC_{50} 值仅为 $10\mu g l^{-1}$ 。鲑鳟亚目种类为 $100\sim 200\mu g l^{-1}$ 。因此铜模型应着重水中自由铜离子的浓度, 包括确定这种浓度的过程。

在铜的情形, 鱼体铜浓度在成为对人类有毒之前会达到一个致命浓度, 因为植物和动物的吸收和排泄铜对自由铜离子浓度不显著, 所以这些过程可以略去。这意味着如图 7.20 说明的那样简单的模型至少可用于初步估计有多少铜, 以什么形态排放进湖泊。

铜的输入是强制函数, 包括雨水中的铜, 支流及废水中的铜。自由铜离子和吸附在悬浮物上的铜之比也应作为一个方程包括在内。

平衡: 铜离子+配体=铜复合物在一定程度上可用已知的平衡常数描述 (Jørgensen et al., 1979)。

铜离子转换成吸附在悬浮物上铜的过程需要实验室研究去找出物质的吸附能力。虽然有些信息可利用, 但铜从底泥中的释放也应研究 (Lu 和 Chen, 1977)。从这个研究实例中可看到, 虽然校正和验证模型所必要的数据是有限的, 但一个相当简单的方法可用作管理工具 (当然此方法对需要应用的模型是足够复杂的)。

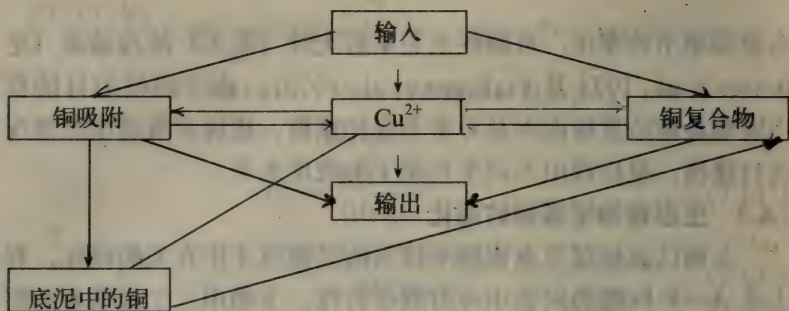


图 7.20 简单的铜模型概念框图。

说明 7.3

水生生态系统中 DDT 的分布与效应的建模。

已经建立了一个水生生态系统中 DDT 的效应和分布的简单而有用的模型。问题是：在湖泊中最高营养级上，鱼体中 DDT 的浓度，因为 DDT 主要是通过食物链积累的。世界卫生组织已推荐人类食物中 DDT 的最高允许浓度为 1~7mg/每公斤净重，这相当于每天吸入 0.005mg/kg 体重。

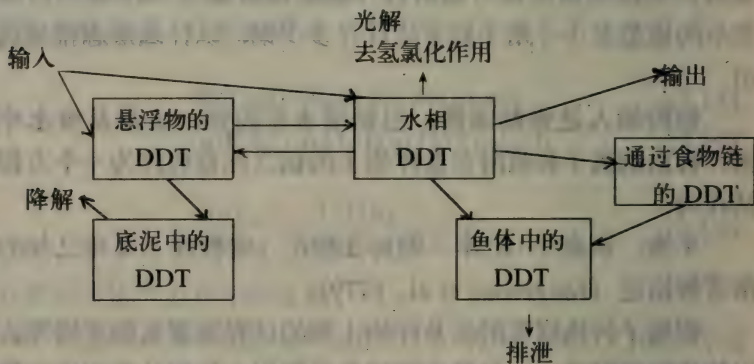


图 7.21 简单的 DDT 模型的概念框图。

管理目标是使所有鱼类中 DDT 的浓度低于这个值的十分之一（作为安全因子），即浓度低于每公斤体重 0.1mg。图 7.21 所

示的模型就是为此目的而提出的。

已知某一类鱼的排泄率系数及水中直接吸收率 (Jørgensen et al., 1979), 在种类之间没有显著不同。通过食物链积累的 DDT, 光解率及去氢氯化作用, 都是已知的, 具有可接受的精确度。水相中的 DDT 和吸附在悬浮物上的 DDT 之间的平衡必须在实验室里进行研究, 而底泥中的分解率可以用湿土的数据来确定。

从铜和 DDT 分布这两个建模的实例中可看到, 有可能建立简单实用的模型, 对有毒物质排放进湖泊的特殊管理问题提供答案。



图7.22 Faaborg海湾, 在2、5、6和7号站发现铬剖面图。底泥表面样品中的铬浓度在其他站测定。

说明 7.4

研究实例: 丹麦海湾 (Faaborg 湾) 铬分布的建模。

一个鞣革工厂几十年来一直排放高浓度的铬(III)到 Faaborg 海湾。20 年前生产已显著扩大, 使底泥中铬浓度显著增加 (Mogensen, B.B. & Jørgensen, S.E., 1979)。

从海湾 4 个监测站的底泥芯中发现了铬的剖面图, 在其他 6

个监测站也测定了表层底泥样品中的铬浓度(见图 7.22)。(详见 B.B. Mogensen, 1978)。

这个研究的目的在于根据底泥分析, 建立海湾铬分布的模型。水相中的浓度梯度太小, 得不到海湾铬分布的图象, 因为大部分铬以氢氧化铬(III)或其他不溶解的铬化合物沉淀。

如果已知水中浓度是到排放点距离的函数, 铬的去向, 包括在底泥中累积的及通过食物链积累的模型就能建立 (Jørgensen, S.E., 1979, Lu 及 Chen, 1977)。因此, 就某个监测站上不同营养级, 水中和底泥中铬的浓度而论, 提出的分布模型的结果能用作模型中的强制函数。

分布模型根据如下简单的铬迁移方程: (见 Rich, 1973 和第 3 章)

$$\frac{\partial C_t}{\partial t} = D \frac{\partial^2 C_t}{\partial X^2} - Q_w \frac{\partial C_t}{\partial X} - \frac{K_s}{h} (C_t - C_o) \quad (7.137)$$

其中: C_t = 水中铬的总浓度 ($\text{g} \cdot \text{m}^{-3}$)

C_o = 水中铬的溶解率 ($\text{g} \cdot \text{m}^{-3}$)

Q_w = 输入海湾的水流 = 通过平流流出 ($\text{m}^3 \cdot \text{天}^{-1}$)

D = 混合系数

X = 到排放点的距离

K_s = 沉降率 ($\text{m} \cdot \text{天}^{-1}$)

h = 平均深度 (m)

对一个没有净平流而有潮汐的海湾如 Faaborg 海湾来说,

$Q_n = 0$, 静止状态

$$\frac{\partial C_t}{\partial t} = 0 \quad (7.138)$$

给出:

$$D \frac{\partial^2 C_t}{\partial X^2} = \frac{K_s (C_t - C_o)}{h} \quad (7.139)$$

这个方程的解, C_u = 铬的总排放 ($\text{g} \cdot \text{天}^{-1}$), F = 横切面面积 (m^2) 以叙述边界条件。 C_u 为常数, 得出下列表达式:

$$C_i - C_o = \frac{C_u}{FD^{1/2}} \left(\frac{h}{K_s} \right)^{1/2} \exp \left[- \left(\frac{K_s}{hD} \right)^{1/2} \cdot X \right] + C_1 \quad (7.140)$$

在这个方程中，由于非均匀几何的关系， F 只知近似值。根据对废水的分析测定及消耗，已知 C_u 为 $22400 \text{ kg} \cdot \text{年}^{-1}$ 。按照对底泥的测定，可得海湾底泥中铬约 $10,000 \text{ kg} \cdot \text{年}^{-1}$ 。 C_1 是一个积分常数。

平均 h 为 8 m ，相当于内湾和外湾的平均数。

通过底泥分析，我们得到 $Y = K_s (C_i - C_o)$ 和 X 之间的对应值。

$$\begin{aligned} Y &= K_s (C_i - C_o) \\ &= \frac{C_u}{F} \left(\frac{hK_s}{D} \right)^{1/2} \exp \left[- \left(\frac{K_s}{hd} \right)^{1/2} \right] \cdot X + C_1 K_s \end{aligned} \quad (7.141)$$

画出 Y 对 X 的坐标图，证实了指数关系，见图 7.23。

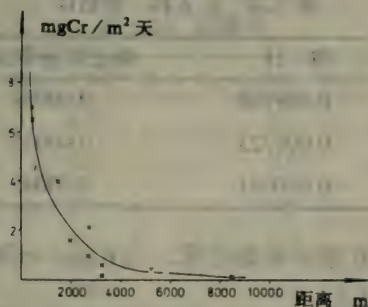


图 7.23 $Y = K_s (C_i - C_o)$ 对 X 的坐标图。

表 7.21 为底泥研究找出的 Y 和 X 值，考虑底泥的自然混合 (用 B.Larsen et al., 1981 建立的模型) 和浓缩。

这些考虑的结果，最可能拟合如下方程：

$$Y = ae^{-bx} + c \quad (7.142)$$

这是应用 SAS-计算机程序 (Marguardt 方法) 求得的结果，如表 7.22 所示，包括标准误差。

表 7.21 Y 对 X

监测站编号	gCr / m ² 年	(Y) gCr / m ² 日	(X) 离排放点的距离(m)
1	2.55	7.0×10^{-3}	500
2	2.39	6.5×10^{-3}	500
3	1.47	4.0×10^{-3}	1500
4	0.35	1.0×10^{-3}	2750
5	0.78	2.1×10^{-3}	2750
6	0.14	3.8×10^{-4}	5250
7	0.03	8.2×10^{-5}	8500
8	0.20	5.5×10^{-4}	3250
9	0.06	1.6×10^{-4}	3500
10	0.58	1.6×10^{-3}	2000

表 7.22 a, b 和 c 的估计

	估 计	渐近的标准误差
a	0.009909	0.00084
b	0.000723	0.00015
c	-0.000081	0.00045

表 7.23 显示方差分析的结果。与 $F_{0.9995} = 30.4$ 比较, 模型给出的 F 值高达 114.5。

从回归分析, 我们得到

$$\frac{C_u}{F} \left(\frac{hK_s}{D} \right)^{1/2} = 0.00990 = a \quad (7.143)$$

$$\left(\frac{K_s}{hD} \right)^{1/2} = 0.000723 = b \quad (7.144)$$

这给出 $\frac{C_u}{F} h = \frac{a}{b} = 13.7 \quad (7.145)$

$F = 35800 \text{m}^2$, 这似乎是横切面合理的平均值。

分析第 2, 5, 6, 7 和 8 监测站的 C_t (见表 7.24), 我们得到 K_s 的估计值。因为

$$Y = \frac{\text{mgCr}}{\text{m}^2 \cdot \text{日}} = K_s (C_t - C_o) (C \approx 0) \tag{7.146}$$

C_o 为 $0.2\text{mg} / \text{m}^3$ 。

表 7.23 统计分析

	自由度	平方和	均方
模型	3	0.00011337	0.00003779
残差	6	0.00000233	0.00000033
总	9		
$F = 114.5$			

从表 7.24 看到, 5 个监测站中有 3 个 K_s 值基本上相同。预期沉降率越低, 离排放点的距离越大。在这方面应强调 C_t 的测定不是精确的, 特别是颗粒型铬的浓度。

表 7.24 沉降率

监测站	$\text{mgCr} / \text{m}^2 \cdot \text{日}$	$C_t - C_o (\text{mg} \cdot \text{m}^{-3})$	$K_s (\text{m} \cdot \text{日}^{-1})$
2	6.5	2.5	2.6
5	2.1	0.9	2.3
6	0.4	0.6	0.7
7	0.1	0.2	0.5
8	0.6	0.3	2.0

K_s 的平均值 = 1.6。

从 $K_s = 1.6\text{m} \cdot \text{天}^{-1}$ 可求出 D , 因为

$$b = \left(\frac{K_s}{hD} \right)^{1/2} = 0.000723 \tag{7.147}$$

$D = 3.8 \cdot 10^5 \text{m}^2 \cdot \text{天}^{-1}$, 相应于 $4.4\text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$, 这是一个非常合理的值 (Lerman, 1971)。从底泥分析的解释中已经说明有可能建立一个海湾铬分布的方程。已发现

$$C_t - C_o = \frac{a}{K_s} e^{-bX} + c = 0.00619 \cdot e^{-0.000723 \cdot X} \quad (7.148)$$

对于 $X=0$, $C_t = 0.0060 \text{ gm}^{-3}$ 或 6.0 ppb , 这是合理的。 $K_s = 1.6 \text{ m 天}^{-1}$ 是在水中铬浓度分析的基础上发现的 (见表 7.24)。但由于它导致一个可接受的 D 值 ($4.4 \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$) 及 5 个监测站中 3 个给出 K_s 值接近平均数, 可以认为估计基本正确。在分布方程的基础上, 确定出横断面面积为 $35,800 \text{ m}^2$ 这比内湾宽度稍宽些, 但作为内湾和外湾的加权平均是可以接受的。

在水质分析基础上建立的分布, 结果将是一个很不可靠的方程。底泥中的铬浓度大大高于水中的浓度, 这给出了底泥中浓度一个相当精确的测定。因此, 如已经证明的, 建议在底泥分析的基础上去建立一个分布模型。

如果铬的排放从现在每年 $22,400 \text{ kg}$ 水平上改变, 方程 (7.147) 仍然有效, 只有 a 有另一个值, 因为它与每年发出量成正比 (比较式 (7.141) 和 (7.142))。在底泥分析基础上建立海湾铬的分布模型之后, 我们转向另一个问题: 一定量铬的排放对海湾水生生物有什么影响? 根据浮游植物、浮游动物、鱼类和底栖动物现有条件的几个调查, 可总结如下:

1) 水体中捕到的浮游动物和鱼类的铬浓度仅比远海发现的稍高些。

2) 几乎不能确定浮游植物的铬浓度, 因为不可能在浮游植物中的铬和附着在浮游植物上悬浮的氢氧化铬之间作出区别。

3) 海湾底栖动物的铬浓度显著高于远海的, 可能由于底泥中较高的铬浓度。因此, 水生生态系统的这部分受到排放的影响, 因为大部分金属沉积在底泥中。

应用方程 (7.133) 能把底泥中铬的浓度与底栖动物中铬的浓度联系起来。食物链中第 n 环是底栖动物, 第 $n-1$ 环是底泥。如果假定一个稳定状态, 即意味着 $d\gamma(n)/dt = 0$, 我们得到

$$\begin{aligned} \gamma(n) &= \frac{\text{MY}(n)\gamma(n-1)\text{YT}(n)}{\text{MY}(n) \cdot \text{YF}(n) - \text{RESP}(n) + \text{EXC}(n)} \\ &= K' \cdot \gamma(n-1) \end{aligned}$$

对于 Faaborg 海湾出现的一些种类, 方程(7.133)中的各参数的值是已知的。如果我们考虑软体动物贻贝(*Mytilus edulis*), 在文献中可找到如下参数值(Jørgensen et al., 1979):

$$MY(n) = 0.03 \text{ 天}^{-1}$$

$$YT(n) = 0.07$$

$$YF(n) = 0.06$$

$$RESP(n) = 0.001 \text{ 天}^{-1}$$

$$EXC(n) = 0.04$$

这个方程意为贻贝的 $K' = 0.036$ 。换句话说、软体动物中铬的浓度期望为 0.036 乘以底泥中的浓度, 这又与铬的排放有关。

已分析了 Faaborg 海湾中 21 种软体动物, 通过统计分析, 发现底泥中铬浓度和软体动物中铬浓度之间的关系为:

$$\begin{aligned} \gamma(n) &= \frac{MY(n) \cdot \gamma(n-1)YT(n)}{MY(n) \cdot YF(n) - RESP(n) + EXC(n)} \\ &= K' \cdot \gamma(n-1) \end{aligned} \quad (7.149)$$

其中常数 $K' = 0.015$ 的标准差为 0.002 (见 B.B. Mogensen, 1978)。

观察的 K' 值和理论值之间的差别可用生物参数的不确定性来解释, 在许多情况下, 仅可以认为是近似值。但是观察值较低的标准差肯定了所用的关系。

提出的模型可用于评价该海湾最污染区域内每公斤干物质底泥约 70mg 的铬浓度是环境可接受的。这相当于软体动物中铬约 2ppm, 仅为大海中浓度的二倍。

7.7 毒物学中的模型

7.7.1 引言

环境中有毒物质的模型通过水、空气、土壤或食物中浓度和效应之间的关系, 可包括对各种生物的效应。但在许多问题中可

能有必要深入了解效应的细节，回答如下有关问题。

- 1) 有毒物质是否积累在生物中？作为说明的例子见图 7.24。
- 2) 生物长期的浓度为多少？必须考虑吸收率、排泄率和生物分解率。并见 7.6.2 节。
- 3) 这种浓度的慢性效应是什么？
- 4) 有毒物质是否积累在一个或几个器官中？
- 5) 什么是生物各部分之间的迁移？
- 6) 生物中最终的分解产物会引起附加的效应吗？

具体地回答这些问题需要各过程的模型，这些过程发生在生物中，以及生物各部分浓度变换成效应的转变中。这当然意味着摄取 = 生物吸收 × 吸收率是已知的。或能从水中，也可能从空气中摄取，往往用浓度因子表示（生物中有毒物质对环境或食物中有毒物质之比）。这部分模型已在 7.6.2 节中提到，2.7 节中有有关参数的估计。

7.7.2 积累

考虑单个营养级时，图 7.24 表示的积累往往描述得比 7.6.2 节的还要简单。

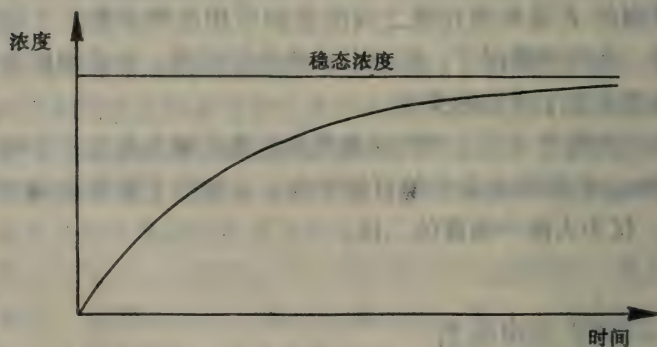


图 7.24 生物中有毒物质的浓度对时间的坐标图。

如果 C_i 是有毒物质的浓度， e_f 是通过食物的吸收效率， e_w 是从水或空气中吸收的效率， C_f 是食物中有毒物质的浓度， C_w

是水或空气中有毒物质的浓度, F 是每天的食物量, V 是每天通过鳃或肺的水或空气的体积, W 是体重, EXC 为每天的排泄率, 我们可以建立如下微分方程:

$$\frac{dC_t}{dt} = (e_f C_f F + e_w C_w V) / W - EXC \cdot C_t \quad (7.150)$$

在稳定状态下, 我们得到

$$C_{t, \max} = \frac{e_f C_f F + e_w C_w V}{W \cdot EXC} \quad (7.151)$$

方程(7.150)给出 $C_t = f(t)$ 的曲线相似于图 7.24。方程(7.150)中并非所有参数必须已知, 有可能要计算一个未知的参数。如果 C_t 和 t 的相应值已知, 则用方程(7.150)的解析解可求得多个未知参数:

$$\frac{C_t}{C_{t, \max}} = \frac{e_f C_f F + e_w C_w V}{W \cdot EXC} (1 - e^{-EXC \cdot t}) \quad (7.152)$$

器官中的积累可用与(7.152)相似的方程描述。如果已知器官中摄入的有毒物质积累的百分率 ($p\%$), 器官的重量 W_o 和器官的排泄率 (EXC), 则方程为

$$\frac{dC_t}{dt} = \frac{(e_f C_f F + e_w C_w V)p}{W_o \cdot 100} - EXC \cdot C_t \quad (7.153)$$

其中 C_t 是该器官中有毒物质的浓度。稳态方程和解析解同方程(7.151) 和(7.152)相似。方程(7.150)和(7.152)中 W 考虑为常数。这个简化仅对成体哺乳动物有效。但是把 W 考虑为 $f(t)$ 并不复杂。

实例 7.3 估计人体积累镉

人体积累镉, 已知: $e_f = 0.07$, $e_w = 0.05$, $C_f = 10\mu / \text{kg}$, $F = 1.2\text{kg}$, $C_w = 1.6\mu / \text{m}^3$ 空气, $V = 20\text{m}^3 / \text{天}$, W 为 75kg , 50 年后获得的稳态浓度为 $100\mu\text{g} / \text{kg}$ 。估计排泄率。

解

用方程(7.151), 我们得到:

$$\begin{aligned} \text{EXC} &= \frac{e_f \cdot C_f \cdot F + e_w \cdot C_w \cdot V}{W \cdot C_{i,\max}} \\ &= \frac{0.07 \cdot 10 \cdot 1.2 + 0.5 \cdot 1.6 \cdot 20}{75 \cdot 100} \\ &= 0.0022 \text{天}^{-1} \end{aligned}$$

50年意谓 $(1 - e^{\text{EXC} \cdot T})$

$$1 - e^{0.002 \cdot 50 \cdot 365} = 1 - 3.7 \cdot 10^{-18}$$

这意谓着 C_i 非常接近 $C_{i,\max}$..

7.7.3 多室模型

7.7.2 节中提出的模型原则上是单室模型。身体或最敏感的器官用作单室。但是，毒物学问题可能需要更详细，即多室以给出有用的图像，这与我们根据生态学知道的考虑相同。毒物学中的室严格地定义为一团污染物有均匀的转化和迁移运动，它的运动学与其他室不同。

很明显，毒物学中的多室模型和生态学中的一样需要对系统有更多的了解及更多的数据。

图 7.25 表示动物体内污染物分布的典型的三室模型。污染物以速率 R 吸入血液（第一室）。外围的第二和第三室（各为肝和骨）与中心室相联，但彼此互不相联。大多数代谢在肝中出现，而吸收则在胃中进行。排泄是从血液通过肾脏进行。室之间的迁移率由率常数(k)指明。 R 相应于摄取，迁移往往用一级反应或用米氏运动方程表示。在这样的模型中往往用总量，不用浓度。

实例 7.4

为图 7.25 中的模型建立微分方程， $R = 1.3 \text{mg} / \text{天}$ ，代谢可用米氏方程表示，速率为 $1.2 \text{mg} \text{天}^{-1}$ ，肝的半饱和常数为 1mg 。迁移过程以一级反应表示。速率常数为： $k_{12} = 0.5 \text{天}^{-1}$ ， $k_{13} = 0.08 \text{天}^{-1}$ ， $k_{21} = 0.8 \text{天}^{-1}$ ， $k_{31} = 0.1 \text{天}^{-1}$ ， $k_{01} = 0.4 \text{天}^{-1}$ 。污染物的量用 P_1 、 P_2 和 P_3 表示。在 $t = 0$ ， $P_1 = 2 \text{mg}$ ， $P_2 = 4 \text{mg}$ ，及 $P_3 = 10 \text{mg}$ （边界条件）。找出稳态浓度。

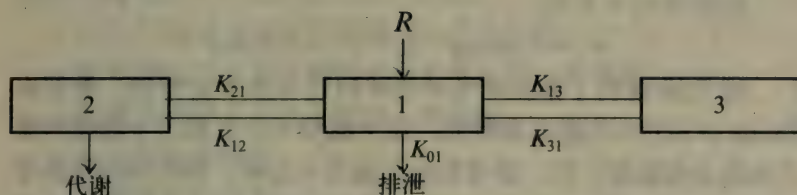


图7.25 污染物分布的三室模型，1是血液，2是肝，3是胃，污染物吸入血液的速率为 R ，室之间的迁移速率由速率常数(k)表示。

解:

$$\frac{dP_1}{dt} = R - k_{31} \cdot P_1 - k_{21} \cdot P_1 - k_{01} \cdot P_1 + k_{12} \cdot P_2 + k_{13} \cdot P_3$$

$$\frac{dP_2}{dt} = k_{21} \cdot P_1 - k_{12} \cdot P_2 - \text{率} \frac{P_2}{k_m + P_2}$$

$$\frac{dP_3}{dt} = k_{31} \cdot P_1 - k_{13} \cdot P_3$$

$$\frac{dP_1}{dt} = 1.3 - 0.1 \cdot P_1 - 0.8 \cdot P_1 - 0.4 \cdot P_1 + 0.5 \cdot P_2 + 0.08 \cdot P_3 \quad (\text{mg天}^{-1})$$

$$\frac{dP_2}{dt} = 0.8 \cdot P_1 - 0.5 \cdot P_2 - 1.2 \frac{P_2}{5 + P_2} \quad (\text{mg天}^{-1})$$

$$\frac{dP_3}{dt} = 0.1 \cdot P_1 - 0.08 \cdot P_3 \quad (\text{mg天}^{-1})$$

$$\frac{dP_1}{dt} = \frac{dP_2}{dt} = \frac{dP_3}{dt} = 0$$

$$P_3 = \frac{0.1}{0.08} P_1 \quad P_2 = -2.6 + 1.2 P_1 \quad P_1 = \frac{P_2 + 2.6}{2.4}$$

$$0.8 \cdot \frac{P_2 + 2.6}{2.4} - 0.5 P_2 - 1.2 \frac{P_2}{1 + P_2} = 0$$

$$P_2^2 + 3P_2 - 5.2 = 0$$

$$P_2 = 1.5 \pm 2.73$$

仅可用 $P_2 = 1.23$ 。

$P_1 = 1.60\text{mg}$ 及 $P_3 = 1.93\text{mg}$

图 7.26 说明了镉在哺乳动物体内迁移的 9 室模型。模型由 Shank et al (1977) 提出和研究。这个模型中的室相当于选择的器官和其余的躯体、肝、粪便和血，血是中心室。所有的过程都考虑为一级反应。考虑体内或器官内一定浓度的反应的模型已在 5.3 节中提及。

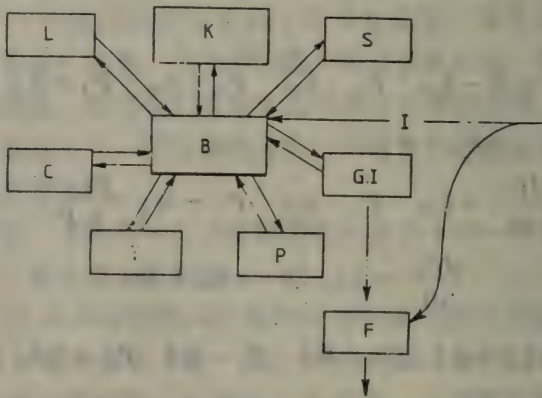


图7.26 镉在哺乳动物中迁移的9室模型。用如下略语：K=肾，S=脾，G=消化道，P=胰，T=睾丸，C=其余的躯体，L=肝，B=血，F=粪便，I=摄取。

7.8 大气污染物的分布

7.8.1 大气污染物建模综述

许多大气污染模型含有大量方程以包括空气动力学过程。原则上这些方程与流体动力学方程没有不同，但实际上空气动力学模型的建模情况与流体动力学的很不相同，因为在考虑可能的简化方面是不同的。

在这个意义上具体提出一个空气动力学模型可能是错误的。

因此在以下几页中选择如下题目阐述:

- 1) 大气污染大范围迁移模型的基本方程。
- 2) 应用这些模型于酸雨分布和效应的一些考虑。
- 3) 模拟中涉及垂直迁移的一些考虑。
- 4) 大气化学模型。
- 5) 烟流扩散模型。

通过这些阐述,读者会了解大气污染建模问题的概况,及该领域建模技艺的状况。而且,读者也能建立简单的大气污染模型。

Dennis (1983)对三类模型作出区别:分析模型、数值模型和统计模型。

如果假定存在大气污染的单点源,没有沉降,源的强度为 Q ,物质守恒方程有如下解:

$$C(x, y, z) = \frac{Q}{2\pi\delta_y\delta_z \cdot U} \exp\left[-\frac{1}{2}\left(\frac{y}{\delta_y}\right)^2 - \frac{1}{2}\left(\frac{z-H}{\delta_z}\right)^2 - \frac{1}{2}\left(\frac{z+H}{\delta_z}\right)^2\right] \quad (7.154)$$

其中 z 是离开地面的高度, H 是源, δ_y 和 δ_z 是扩散方差, U 平均风速, C 污染物浓度。

这个方程是高斯形式的方程,即围绕缕烟中心的污染物烟流分布是高斯分布。因此,方程(7.154)称为高斯烟流模型。

这种类型模型的主要优点是易于应用。在简单的情况下很实用。例如,平坦的地面及离开源很短的距离($<10\text{km}$)。

这类模型的弱点是它们不能处理扩散问题及超越简单的一级反应的化学变化。因为这是一个稳态公式,它们不能说明污染物随时间的积累。

数值模型试图克服这些弱点。它们考虑风的切力、涡流扩散切力和非线性化学。数值模型返回到湍流扩散方程,并指明垂直和水平扩散,它产生偏微分方程,必须用数值法求解。

有两类主要的数值模型:欧勒(Eulerian)多室模型,它用一个固定的坐标系和一个用活动坐标系的拉格朗日(Lagrangian)轨

道模型。7.8.2 节将对后一类模型提出基本方程，模型用在 7.8.3 节中，第一类模型是 7.8.4 节的基础。

数值模型的优点首先是它们消除了分析模型的弱点，因此它们能相当普遍地用于城市大气质量及污染物的大范围迁移，因为它们易于适应不同的区域。数值模型需要大量的计算机时间——但这个缺点已经被计算机技术发展逐步克服。在理论水平上，梯度迁移假设与实际观察不一致。（当然，这也影响分析模型）。对于点源，数值模型并不把扩散考虑为移动时间的函数。应期望今后几年数值模型的进一步发展会消除这些理论上的缺点。

分析模型和数值模型都是确定性的，它们会预测浓度，即在一定时间和地点的总体平均。大气过程的随机性质也归纳在总体平均浓度中。统计模型识别并提供大气扩散过程中随机部分的描述。它们把数据处理成时间序列，建立自相关。取观察的时间序列作为某些根本的随机过程的实现，用这种实现建立过程的模型，产生时间序列。建立的模型为单时间序列模型和具有或不具有确定性元素的多时间序列模型。

统计模型是很有用的，正如讨论的能在某种程度上考虑为随机过程，但它们是因果的，因此它的预测有很大的不确定性。本章不考虑这类模型。

7.8.2 大气污染大范围迁移模型的基本方程

可用拉格朗日 (Lagrangian) 模型预测大气污染的大范围迁移。一团空气随风刮起，模型追踪这团空气中的污染物成分。这与欧勒 (Eulerian) 模型相反，欧勒模型是在地理上固定的网格中进行物质平衡方程的积分。它暗示拉格朗日模型避免了平流项所伴生的问题。

气团内有关污染物物质平衡的方程为

$$\frac{d(AhC)}{dt} = V_d AC - kAhC + QA \quad (7.155)$$

其中 C 是污染物浓度， V_d 沉降速度， k 一级反应的速率常数，

Q 是单位面积单位时间的排放量。 A 基底面积, B 气团高度。

拉格朗日模型分两种主要类型: 源定向的和受体定向的模型。第一类中每个源排放物的位置被定为时间的函数。在后一类型, 追踪一个气团的污染物含量直到气团到达选定的受体点为止。在飘游过程中, 气团接受飘过的源排放的物质。

对源定向模型, 方程(7.155)取如下形式:

$$\frac{d(AhC)}{dt} = -V_d AC - kAhC$$

引入烟团的污染物质是 $M = AhC$, 我们得到

$$\frac{dM}{dt} = -\frac{V_d}{h} M - kM \quad (7.156)$$

其中 V_d , h 和 k 可以是 t 的函数。如果对方程(7.156)积分得到 M , 则只要 $A(t)$ 和 $h(t)$ 已知, 就可求得 C 。

这类模型的一个很好的例子是 EURMAP/ENAMAP 模型 (Johnson et al., 1978, Bhumralkar et al., 1978), 它已被应用于计算欧洲和北美上空硫污染空气的迁移和沉降。在 7.8.3 节中将进一步提及。

对受体定向模型, 方程(7.155)可写作:

$$Ah \frac{dC}{dt} = -C \frac{d}{dt} (Ah)_{\text{turb}} V_d AC - kAhC + QA \quad (7.157)$$

其中 $d/dt(Ah)_{\text{turb}}$ 仅由湍流引起。这类模型较好的例子由 Voldner et al., (1980), Olsen 和 Voldner (1981), OECD (1977) 和 Eliassen (1978) 给出。

7.8.3 酸雨分布和影响的模型

必须结合几个模型使硫和氮的排放与酸雨对生态系统的影响联系起来。图 7.25 表示如何可建立一模型链。一定的能量和环境保护政策与硫、氮化合物的排放有关, 这又决定了大气化学过程, 因而决定了各种硫、氮化合物的浓度。模型链中下一模型步是大范围迁移模型(也见 7.8.2 节), 这给出酸性成分的排放。一

个土壤模型用此作为输入，描述土壤水分的变化包括 pH 的变化。这个模型的结果可用来指导能量和环境保护政策的制订，因为我们可设最小的 pH 值为 4.2。但土壤模型的结果也可用作对湖泊、河流、森林和农业效应有关的模型的输入，因为土壤水份显著地影响这些生态系统。效应模型的输出可用作政策决策的反馈，见图 7.27。

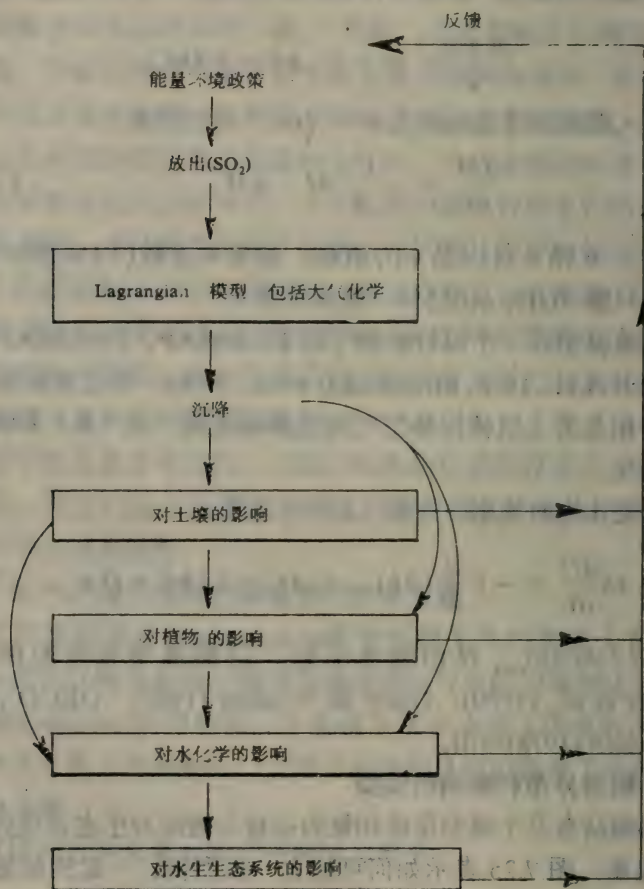


图7.27 必须用一系列模型把能量和环境保护政策与对土壤、植物、水化学和水生生态系统的效应联系起来，使其对政治决策起反馈的作用。

从下列简单方程可求得单位时间硫的总排放(S_r):

$$S_r = E_k \times s_k \times P_k (1 - r_k) \quad (7.158)$$

其中 E_k 是能量消耗, s_k 矿石燃料中的硫浓度, P_k 按应用环境技术放出的硫的百分数。 r_k 灰渣移去的硫的百分数。 E_k 和 s_k 都是政策决策, 对大多数工业过程 r_k 是已知的, P_k 取决于立法, 即迫使工业购买哪些设备去减少硫排放。

大范围迁移模型考虑被建模地理区域的网格, 图 7.28 示明所谓的 EMEP 模型(见 Eliassen & Saltbones (1983), Fisher (1984) 和 Lamp (1984) 如何把欧洲分成 $150 \times 150 \text{ km}^2$ 格。用下列方程说明排放、化学和沉降:

$$\frac{dC_{\text{SO}_2}}{dt} = Q_{\text{SO}_2} - D_{\text{SO}_2} - O_x \quad (7.159)$$

$$\frac{dC_{\text{SO}_4^-}}{dt} = Q_{\text{SO}_4^-} - D_{\text{SO}_4^-} + O_x \quad (7.160)$$

$$O_x = k \cdot C_{\text{SO}_2} \quad (7.161)$$

$$Q_{\text{SO}_2} + Q_{\text{SO}_4^-} = S_k \quad (7.162)$$

$$D_{\text{SO}_2} = \delta_{\text{SO}_2} C_{\text{SO}_2} \quad D_{\text{SO}_4^-} = \delta_{\text{SO}_4^-} C_{\text{SO}_4^-}$$

其中 Q 是源, D 沉降, k 和 δ 速率常数, O_x 代表 $\text{SO}_2 \rightarrow \text{SO}_3$ 的氧化速率。

在模型链这一步上, 对一定的政策决策, 有可能预测硫沉降 ($\text{g}/\text{m}^2 \cdot \text{yr}$), 见图 7.29。

图 7.29 根据一平均气象年, 及相等于 1970 年欧洲的总硫排放, 但能量消耗比 1970 年高 20%。这意味着 $s_k \cdot P_k$ 必须减少 $1/1.2$ 。但是图 7.29 用的排放是不可接受的, 因为它期望欧洲大部分地区排放量达到 $0.5 \text{ g S}/\text{m}^2 \cdot \text{年}$, 以保证土壤中的 $\text{pH} > 4.2$ 。

已建立了许多模型把硫、氮复合物的排放转换成土壤化学中的变化以改变土壤水份的 pH。Kauppi et al (1984) 用缓冲能力和速度的知识把排放与土壤水份的 pH 联系起来。这个模型的结果如图 7.30 所示, 它用了图 7.29 相同的条件。用 pH 临界值 4.2 解释结果。



图 7.28 EMEP 模型中的网格。

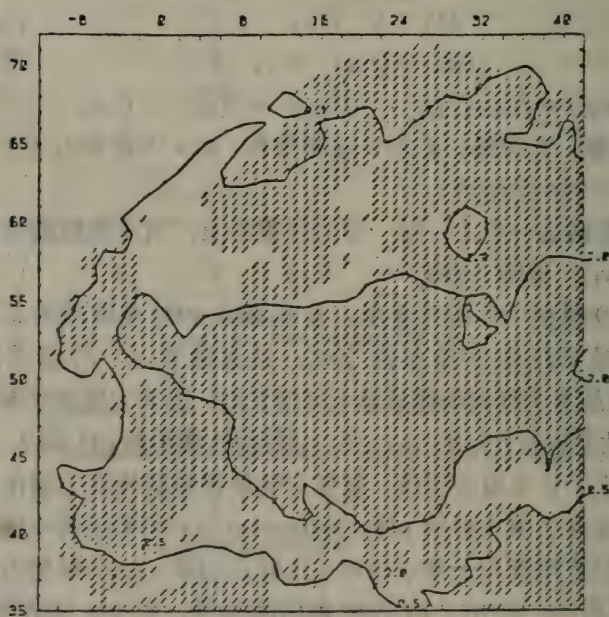


图 7.29 在 EMEP 模型帮助下预测的硫沉降($\text{g}/\text{m}^2 \cdot \text{年}$)。



图 7.30 土壤中 pH 的预测。图中显示了土壤 $\text{pH} < 4.2$ 的面积。

Christophersen 和 Wright 建立了一个双层模型能够预测支流到河道或湖泊的酸度。输入数据是硫排放及土壤的成分。Arp (1983) 用了一个更复杂的模型，考虑 n 层。这个模型考虑酸雨导致的土壤中许多化学反应。而且，它还考虑土壤中碳-氮-硫循环，见图 7.31。在许多研究实例中，Arp 得到了模型结果和测量之间很好的一致。但是土壤模型还需要进一步发展，因为土壤模型还是模型链中最弱的一环。

几个简单的模型能把酸性成分的总负荷与河道或湖泊的 pH 联系起来。图 7.32 表示两个湖泊的总 S 负荷和 pH 之间的关系。曲线原则上是简单的滴定曲线，并以上述两个模型结果为依据，有可能计算来自支流和降水中酸性成分的输入。曲线也能把酸性成分总的输入转换成 pH 值。Henriksen 和 Seip (1982) 把更多的化学过程包括在他们的模型中，预测水的 pH 的几个更全面的水化学模型也可利用。最精致的模型也包括 pH 对富营养化的影响，富营养化又决定了水的 pH。

Muniz 和 Seip (1982) 用一个简单的统计模型把河流和湖泊中

水的 pH 同对鱼类种群的影响联系起来，见图 7.33。Chester(1982)批评了这个方法，他认为水的钙浓度影响 pH 效应。

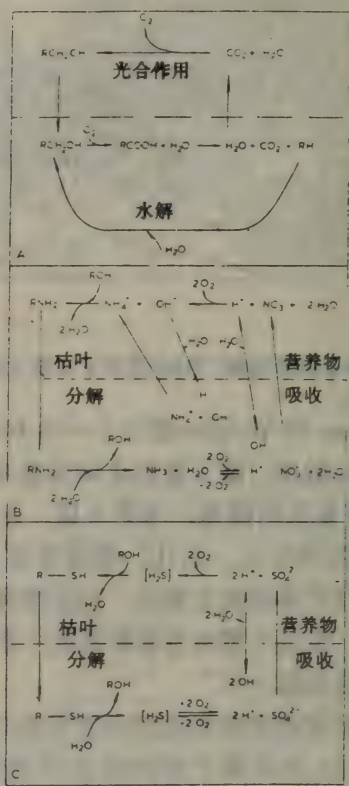


图 7.31 Arp 模型中考虑的 C、N 和 S 循环。

Kohlmaier et al (1984)建立了一个模型，把大气成分和土壤成分，包括 pH 和铝离子的浓度与对树的影响联系起来。模型用黑箱方法，即根据这些关系的统计分析。

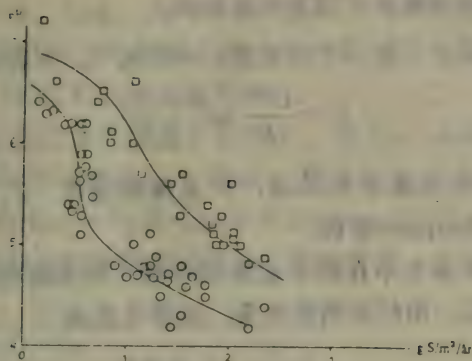


图 7.32 S 排放和 pH 之间的关系。

□——相对于高钙浓度，○——低钙浓度。

7.8.4 大气污染中包括垂直迁移的模型

在区域污染模型中往往需要包括垂直迁移过程。必须考虑风切力和垂直涡流扩散剖面图时，用欧勒模型是可能的，已发现该类模型有广泛的应用性。

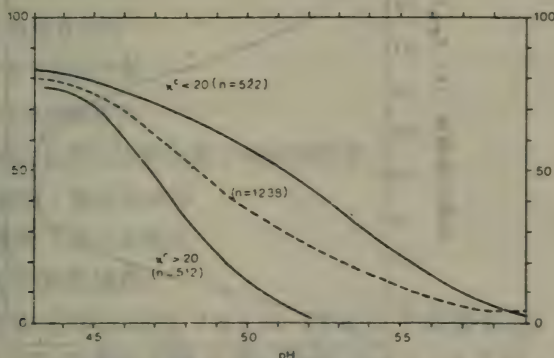


图7.33 鱼类种群的死亡率(%)与pH的坐标图。虚线代表总的统计材料。其他的线代表水的传导率低于和高于 20 ms/cm ， N 表示观察数。

风场的特征需要整个区域 X - Y 平面上通过原点的风向和风

切力（即风速随高度增加）的知识。

对表面层（第一个10米高）中性大气，方程为

$$U = \frac{U^+}{k} \ln \frac{Z + Z_o}{Z_o} \quad (7.163)$$

其中 U 为在高度 Z 的风速， U^+ 是摩擦速度； Z_o 是表面粗糙度， k 是 Von Karman 常数。

这种关系并不在整个边界层有效。许多模型对整个边界层，包括表面层，用经验指数关系。这种关系为

$$U = U_R \cdot \left(\frac{Z}{Z_o} \right)^M \quad (7.164)$$

其中 U_R 是在参考高度的风速， Z_o 表面粗糙度， M 是表面粗糙度和大气稳定性的函数。

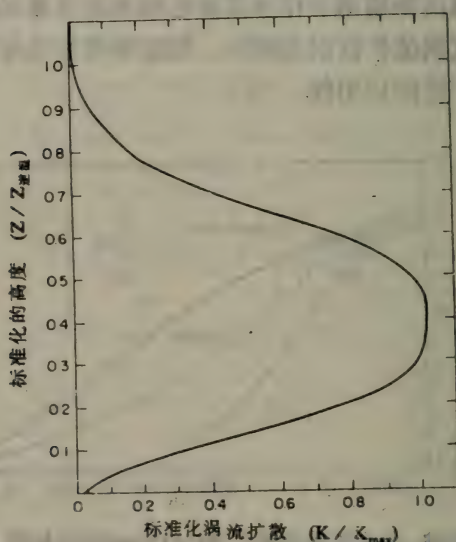


图 7.34 垂直方向的涡流扩散剖面特征。

一些城市区域地形很简单，可假定 X - Y 平面上的风向在穿

过城市区域时不变。但是，其他的城市区域，风场的发散与收敛是重要的，有待于建立内插格式来产生风场（进一步的信息见 Reynolds et al., 1976, Killus et al., 1980）。

污染物的垂直迁移以湍流扩散为主。图 7.34 示在垂直方向内涡流扩散剖面中可能的一个剖面。其他的公式也存在，见 Lamb(1977), OBrien(1970)及 Lamb 和 Durran(1977)。

考虑垂直迁移过程的模型根据如下控制方程：

$$\begin{aligned}
 & \underbrace{\frac{\partial c_i}{\partial t}}_{\text{时间依赖}} + \underbrace{\frac{\partial(\bar{u}c_i)}{\partial x} + \frac{\partial(\bar{v}c_i)}{\partial y} + \frac{\partial(\bar{w}c_i)}{\partial z}}_{\text{平流}} \\
 & = \underbrace{\frac{\partial}{\partial x} \left(K_H \frac{\partial c_i}{\partial x} \right) + \frac{\partial}{\partial y} \left(K_H \frac{\partial c_i}{\partial y} \right) + \frac{\partial}{\partial z} \left(K_V \frac{\partial c_i}{\partial z} \right)}_{\text{扩散}} \quad (7.165) \\
 & + \underbrace{R_i}_{\text{化学反应}} + \underbrace{L_i}_{\text{除去}} + \underbrace{S_i}_{\text{排放}}
 \end{aligned}$$

式中： c_i = 物质 i 的浓度

\bar{u}, \bar{v} = 风的水平组份

\bar{w} = 风的垂直组份

K_H = 水平湍流扩散

K_V = 垂直涡流扩散

R_i = 通过化学反应结合成 i 物质的速率

L_i = 物质 i 除去的速率

S_i = 物质 i 放出的速率

7.8.5 大气化学的模型

大气中的化学反应在 7.8.3 和 7.8.4 节中都提到过。它们包括在模型中作为污染物质产生和消除的速率 i （见方程 7.154）。

任何物种的去向与其他几个物质的去向有关。如果模型包括所有可能的污染物，模型会很全面，因而往往必须考虑建立更广义的格式的可能性。这里将提出碳键合机制（CMB·I）。表 7.25 概括了考虑的反应（Whitten et al., 1980）。

表 7.25 碳键合机制

编号	反 应	速率常数 a
1	$\text{NO}_2 + h\nu \rightarrow \text{NO} + \text{O}$	K_1^b
2	$\text{O} + \text{O}_2 (+\text{M}) \rightarrow \text{O}_3 (+\text{M})$	2.08×10^{-5}
3	$\text{O}_3 + \text{NO} \rightarrow \text{NO}_2 + \text{O}_2$	2.52×10^4
4	$\text{O} + \text{NO}_2 \rightarrow \text{NO} + \text{O}_2$	1.34×10^4
5	$\text{O}_3 + \text{NO}_2 \rightarrow \text{NO}_3 + \text{O}_2$	5×10^{-2}
6	$\text{NO}_3 + \text{NO} \rightarrow \text{NO}_2 + \text{NO}_2$	2.5×10^4
7	$\text{NO}_3 + \text{NO}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightarrow 2\text{HNO}_3$	2.0×10^{-3}
8	$\text{HO}_2 + \text{NO}_2 \rightarrow \text{HNO}_2$	2.0×10
9	$\text{NO}_2 + \text{OH} \cdot \rightarrow \text{HNO}_3$	1.4×10
10	$\text{HNO}_2 + h\nu \rightarrow \text{NO} + \text{OH} \cdot$	$1.9 \times 10^{-1} K_1$
11	$\text{NO} + \text{OH} \cdot \rightarrow \text{HNO}_2$	1.4×10^4
12	$\text{CO} + \text{OH} \cdot + \text{O}_2 \rightarrow \text{CO}_2 + \text{HO}_2$	4.5×10^2
13	$\text{HO}_2 + \text{NO} \rightarrow \text{OH} \cdot + \text{NO}_2$	1.2×10^4
14	$\text{HO}_2 + \text{HO}_2 \cdot \rightarrow \text{H}_2\text{O}_2 + \text{O}_2$	1.5×10^4
15	$\text{PAN} \rightarrow \text{HC(O)O}_2 + \text{NO}_2$	2.0×10^{-2}
16	$\text{H}_2\text{O}_2 + h\nu \rightarrow \text{OH} \cdot + \text{OH} \cdot$	$7.0 \times 10^{-4} K_1$
17	$\text{OLE} + \text{OH} \cdot + \text{O}_2 \rightarrow \text{CAR} + \text{CH}_3\text{O}_2 +$	3.8×10^4
18	$\text{OLE} + \text{O} \xrightarrow{2\text{O}_2} \text{HC(O)O}_2 + \text{CH}_3\text{O}_2 +$	5.3×10^3
19 ^c	$\text{OLE} + \text{O}_3 \xrightarrow{\text{O}_2} \text{Y(HC(O)O}_2 + \text{HCHO} + \text{OH} \cdot)$	1.5×10^{-2}
20	$\text{PAR} + \text{OH} \cdot + \text{O}_2 \rightarrow \text{CH}_3\text{O}_2 + \text{H}_2\text{O}$	1.3×10^3
21	$\text{PAR} + \text{O} \xrightarrow{\text{O}_2} \text{CH}_3\text{O}_2 + \text{OH} \cdot$	2.0×10
22	$\text{CAR} + \text{OH} \cdot + \text{O}_2 \rightarrow \text{HC(O)O}_2 + \text{H}_2\text{O}$	1.0×10^4
23 ^c	$\text{CAR} + h\nu \xrightarrow{2\text{O}_2} \alpha \text{HC(O)O}_2 + \alpha \text{HO}_2 + (1-\alpha)\text{CO}$	$6.0 \times 10^{-3} K_1$
24	$\text{ARO} + \text{OH} \cdot + \text{O}_2 \rightarrow \text{CAR} + \text{CH}_3\text{O}_2 +$	8.0×10^3
25	$\text{ARO} + \text{O} \xrightarrow{2\text{O}_2} \text{HC(O)O}_2 + \text{CH}_3\text{O}_2 +$	3.7×10
26	$\text{ARO} + \text{O}_3 \xrightarrow{2\text{O}_2} \text{HC(O)O}_2 + \text{CAR} + \text{OH} \cdot$	2.0×10^{-3}
27	$\text{ARO} + \text{NO}_3 \rightarrow \text{产物(气溶胶)}$	1.0×10^2

(续表)

编号	反 应	速率常数 a
28	$\text{CH}_3\text{O}_2 + \text{NO} \rightarrow \text{NO}_2 + \text{CAR} + \text{HO}_2 +$	1.2×10^4
29	$\text{HC(O)O}_2 + \text{NO} \rightarrow \text{NO}_2 + \text{CO}_2 + \text{HO}_2 +$	3.8×10^3
30	$\text{HC(O)O}_2 + \text{NO}_2 \rightarrow \text{PAN}$	6.0×10^2
31	$\text{CH}_3\text{O}_2 + \text{HO}_2 \rightarrow \text{CH}_3\text{OOH} + \text{O}_2$	4.0×10^3
32	$\text{HC(O)O}_2 + \text{HO}_2 \rightarrow \text{HC(O)OOH} + \text{O}_2$	4.0×10^3

注: a——除了光分解反应, 单位都为 $\text{ppm}^{-1}\text{min}^{-1}$

b——光分解速率常数——取决于光强度

c-a=0.5 r=0.67

来源: Whitten et al., 1980

CBM-I 根据碳原子以相似的化学链相联的概念。用四组: (1)单键碳原子(PAR), (2)非常活跃的双键碳原子(DLE), (3)中等程度活跃的双键碳原子(ARO)及(4)碳键合的碳原子(CAR)。PAR 不仅包括烷属烃, 还包括烯属烃, 芳香烃和乙醛的单键碳原子。例如 1ppm 的丙烯会给出 1ppm 的 OLE 和 1ppm 的 PAR。

CMB-I 系统没有可调节的参数(见表 7.25)。必须预先考虑, 否则会含有太多的要校正的参数, 也见 2.7 节中的讨论。

除了状态变量数减少之外, 这用 CMB-I 时是可能的, 进一步的减少往往是需要, 以避免太复杂的模型。这点 Dennis(1983)已讨论并证明过。

7.8.6 烟流扩散

确定点源排放污染物的大气浓度是应用物质守恒原理的一个重要例子。

图 7.35 说明来自 $X=0$, $Y=0$ 处源上的烟流。当烟流顺风移动时, 它通过湍流的涡流作用扩展。瞬时烟流在窄宽度上有一个高浓度。例如, 10 分钟后烟流覆盖较宽的区域, 但浓度会相应降低。在 2 小时内烟流顺风向铺开, 其浓度进一步降低。垂直于风向的浓度分布似乎是高斯分布, 因此高斯分布是计算烟流浓度的有用的模型, 这种模型的缺点将在以后讨论。

烟流扩散模型的目的是确定污染物的浓度(C), 作为从排放源顺着风向到其所处位置的函数。用方程(7.154)。来自排放源的烟流(1)相应于瞬时烟流, (2)是 10 分钟平均烟流, (3)是 2 小时平均烟流。图表示烟流分布横切面格局。

图 7.36 表示模型中应用的坐标系。注意 $z-H$ 说明烟流的反照, 相应于地上的映象源。 H 是烟囱有效高度。下面讨论如何计算。

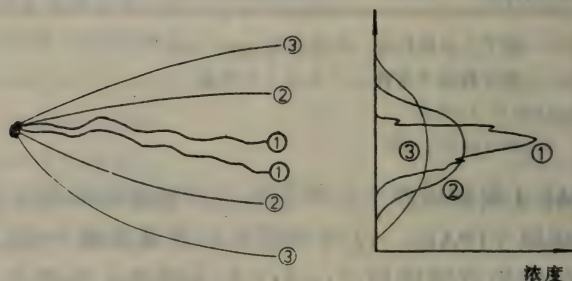


图7.35 来自排放源的烟流: 1) 相应于瞬时烟流, 2) 10分钟平均烟流, 3) 2小时平均烟流 图表示烟流分布横切面格局。

在地平面, $z=0$, 我们有

$$C(x, y, 0) = \frac{Q}{\pi \delta_y \delta_z \cdot U} \exp \left[- \left(\frac{y^2}{2\delta_y^2} + \frac{H^2}{2\delta_z^2} \right) \right] \quad (7.166)$$

在地平面, 对于沿中心线 ($y=0$) 的浓度, 我们有

$$C(x, 0, 0) = \frac{Q}{\pi \delta_y \delta_z \cdot U} \exp \left[- \frac{H^2}{2\delta_z^2} \right] \quad (7.167)$$

U 是 z 的函数, 通常用烟囱有效高度的平均风速, 如果已知水平 z_1 处的风速 U_1 , U 可用如下方程估计:

$$U = U_1 \left(\frac{H}{z_1} \right)^n \quad (7.168)$$

Smith(1968)推荐对不稳定条件, $n=0.25$, 对稳定条件, $n=0.50$ 。这方面的进一步讨论见 Turner(1970)。请比较方程(7.168)和(7.164)。

δ_y 和 δ_z 可考虑为扩散系数, 可作为大气条件的函数(Smith,

1968)求得。这些关系在表 7.26, 图 7.37 和 7.38 阐明。

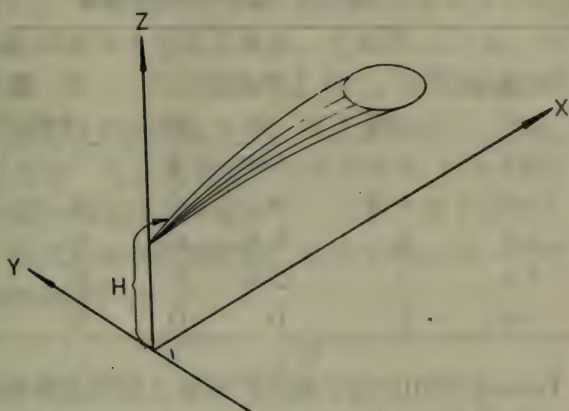


图 7.36 烟流模型中应用的坐标系。

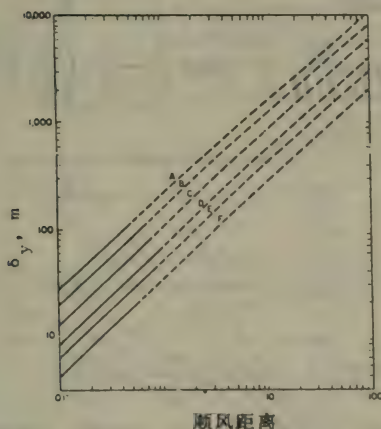


图 7.37 水平扩散系数, 作为离排放源的顺风距离的函数。

δ_y 估计的不确定性一般比 δ_z 的少。但是, δ_z 估计中的误差可在较长距离上出现。在某些情况下, δ_z 可望在因子 2 之内正确。这些情况是: 1) 移动几百米距离的稳定性, 2) 在几公里距离内, 中和到中等程度的不稳定状况。3) 对于 10 公里或更远距

离，在低于 1000 米大气中具显著的逆温的不稳定状况。

表 7.26 稳定性分类的关键

表面风速(mm) ms ⁻¹	白天 太阳辐射			晚上 阴天或	
	强	中	弱	>4/8 低云	<3/8 云
<2	A	A-B	B		
2-3	A-B	B	C	E	F
3-5	B	B-C	C	D	E
5-6	C	C-D	D	D	D
>6	C	D	D	D	D

Turner(1970)讨论了烟流扩展被上层逆温限制时处理扩散的方法。方法的原理是计算浓度，就好象烟流在整个高度层 H_i (从地平面到逆温层的距离)是均匀分布的。在这种情况下，在地平面， C 的表达式为

$$C = \frac{Q}{\sqrt{2\pi}UH_i\delta_y} \exp \left[-\frac{1}{2} \left(\frac{y}{\delta_y} \right)^2 \right] \tag{7.169}$$

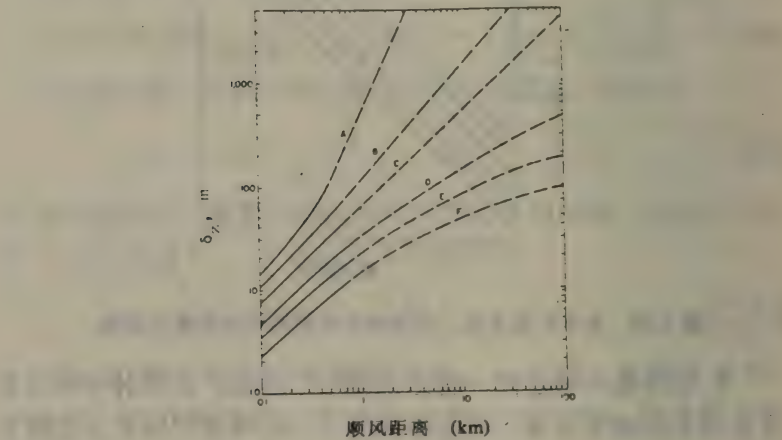


图 7.38 垂直分布系数作为离排放源的顺风距离的函数(Turner, 1970)。

烟流刚达到 H_i 高度时，这个方程可应用于顺风。
 $2.15\delta_z = H_i - H$ 时，可估计 H_i 。Turner(1970)推荐对 $x > 2x_i$ 用方程(7.169)， x_i 是烟流到达逆温层的点。在到达 x_i 之前，用常规的扩散结果，在 x_i 和 $2x_i$ 之间建议用 x_i 和 $2x_i$ 结果之间的插值。

在烟重状况下可用同样的方程。在这种情况下， H_i 是不稳定空气上升的高度。对逆温和烟熏的解释见图 7.39。但是， Q 必须按降到地面的烟流的百分数校正。注意，用于计算 δ_x 和 δ_y 的稳定分类，也用来预测烟熏状况。但是 Turner 用一个校正因子说明 Y 方向的烟流扩散。

$$\delta_{y, \text{fum}} = \delta_{y, \text{stable}} + \frac{H}{8} \quad (7.170)$$

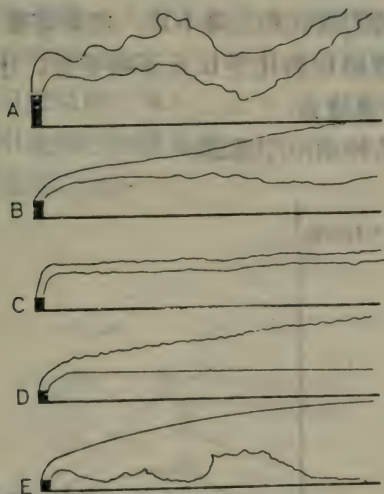


图7.39 各种条件下烟囱气体的行为，A) 强下降(环状) B) 弱下降(锥状)，C) 逆增(扇状) D) 向下逆增，向上扩散(向高发射) E) 向下扩散，向上逆增(烟熏)。

图 7.40 说明了在锥形条件下，在 3 个不同高度烟囱排出物的分布。这个图说明，烟囱越高，特殊物质的分布越有效，因为每单位的排放都是一样的。

表 7.27 各种大气条件

强下降(环状)	环境下降率 > 绝热下降率
弱下降(锥状)	环境下降率 < 绝热下降率
逆增(扇状)	随高度增温
向下逆增, 向上扩散(向高发射)	向下增温, 绝热下降率向上
向下扩散, 向上逆增(烟熏)	绝热下降率向下, 向上增温

如同下例所说明的, 烟流模型在实践中是容易使用的, 但这样一个相对简单的方法当然有某些缺点:

- 1) 应用的扩散系数不是十分精确的,
- 2) 由摩擦效应引起的风随高度的转向是忽略不计的,
- 3) 污染物的吸收和沉降不计, 但如需要, 也容易考虑,
- 4) 沿烟流路径的化学反应省略不计, 但只要有必要的资料可用, 仍可考虑进去,
- 5) 风向的移动不予考虑。

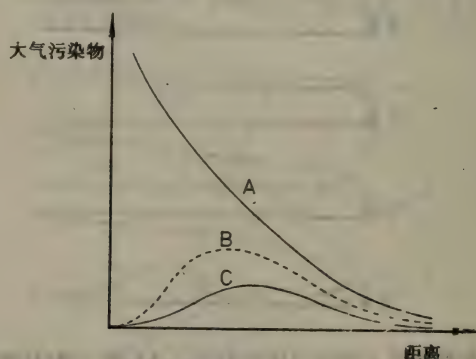


图7.40 锥形条件下不同高度烟囱排出物的分布。

A) 高 0 米, B) 高 50 米, C) 高 75 米。

考虑到这些限制, 烟流模型只能用作污染物浓度的初始估计 (见 Scorer, 1968)。

可以证明, 在地面, 最高浓度(C_{\max})大约与排放量成正比,

近似地按照如下表达式:

$$C_{\max} = k \frac{Q}{H^2} \quad (7.171)$$

其中 Q 是排放量(表示为单位时间的克颗粒物质), H 是烟囱有效高度, k 是常数。

方程能进一步显示, 如果在顺风距离 x , δ_z / δ_y 是常数, 最高地面浓度出现在 $\delta_z = 7.07H$ 处。

烟囱有效高度的定义说明如图 7.41, 可用如下方程计算 (Moses 和 Kraimer, 1972):

$$H = h + 0.28 V_s D_s \left[1.5 + 2.7 \frac{T_s - 273}{T_s} D_s \right] \quad (7.172)$$

式中 V_s = 烟囱排出速度(m/s)

D_s = 烟囱出口内径(m)

T_s = 烟囱出口处温度(°K)

h = 烟囱高出地面的物理高度(m)

H = 烟囱有效高度(m)

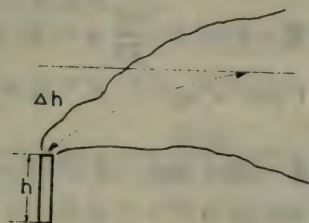


图 7.41 烟囱有效高度 $H = h + \Delta h$ 。

这些方程解释了为什么用一个非常高的烟囱代替许多小烟囱时, 会得到较低的地面浓度。除了这个效应之外, 减少和控制一个大的排放比减少和控制许多小的排放要容易, 在一个大的装置上安装和应用必要的环境技术也比较可行。

实例 7.5

估计一个每天燃烧 12000 吨含 1.5% 硫的煤的发电站顺风处

SO₂ 浓度。烟囱有效高度是 200m。晴日 10 米高塔顶上测得的风速为 4m/s。如果估计 25% 的硫留在灰中被收集, 找出 $x=1\text{km}$ 和 5km 处地面浓度。逆增会在什么高度影响 $x=10\text{km}$ 处的地面浓度?

确定 SO₄ 的最大地面浓度及最大浓度出现处离烟囱的距离。

解:

从表 7.26: 稳定性分类为 B

从图 7.37 和 7.38

x	δ_y	δ_z
1 km	150 m	100 m
5 km	700 m	700 m
10 km	1000 m	1200 m

从方程(7.168):

$$U = U_1 = \left(\frac{H}{z_1}\right)^n = 4 \left(\frac{200}{10}\right)^{0.5} = 18 \text{ m sec}^{-1} \quad (7.173)$$

$$\text{S排放量: } = \frac{0.75 \cdot 12 \cdot 10^9 \cdot 1.5}{100 \cdot 24 \cdot 3600} = 1562.5 \text{ g sec}^{-1}$$

$$\text{SO}_2 \text{排放量: } 1562.5 \cdot \frac{64}{32} = 3125 \text{ g sec}^{-1}$$

$$x = 1 \text{ km: } C_{\text{SO}_2}$$

$$= \frac{3125}{\pi \cdot 150 \cdot 100 \cdot 18} \exp\left(-\frac{200^2}{2 \cdot 100^2}\right)$$

$$= 500 \mu\text{g m}^{-3}$$

$$x = 5 \text{ km: } C_{\text{SO}_2}$$

$$= \frac{3125}{\pi \cdot 700 \cdot 700 \cdot 18} \exp\left(-\frac{200^2}{2 \cdot 700^2}\right)$$

$$= 108 \mu\text{g m}^{-3}$$

$$2 \cdot 15 \cdot 1200 = H_i + H = H_i - 200$$

$$H_i = 2780 \text{ m}$$

$$\delta_z = 0.707 \cdot 200 = 141 \text{ m}$$

这是在 $x=1.1 \text{ km}$ 得到的

$$C_{\text{SO}_2} = \frac{3125}{\pi \cdot 200 \cdot 100 \cdot 18} \exp \left(-\frac{200^2}{2 \cdot 141^2} \right) \\ = 1000 \mu\text{g m}^{-3}$$

7.9 土壤过程, 植物生长和作物生产的模型

7.9.1 引言

这些模型有广泛的应用: 1) 土壤迁移过程的模型控制地下水污染, 2) 土壤迁移过程的模型结合土壤中氮的化学过程模型用于了解土壤中氮循环, 3) 一般地模拟植物生长, 4) 在系统水平上管理草地, 林地等生态系统, 5) 优化作物产量, 6) 优化灌溉利用, 7) 控制用杀虫剂引起的污染, 8) 从经济-生态学观点优化化肥利用。

很明显, 这些模型可广泛应用于农业管理问题。可以预见, 使用模型来控制和正确管理这些人控生态系统、将会增加。许多相互作用的生态过程、管理的需要及大的污染问题的潜在危险都使得这类模型的使用很有必要。

各类模型的广泛利用已给模型构作积累经验树立了良好的基础。一般来说, 有好的数据可利用, 文献是发现参数估计的良好基础。

因此, 该领域是生态建模中发展最快的领域。如生态建模的其他领域一样, 许多不同的模型可用于解决相同的问题, 包括模型复杂性在内的模型的选择取决于系统、问题和数据。因此不可能考虑所有的模型, 但将详简程度不同地介绍几个典型的模型。还要提出应用于许多模型的最有用的, 因为可把它们考虑为该领域的核心方程。

这里介绍一个土壤中物质迁移的模型。它的最简单形式只考虑扩散和垂直水流, 可解析地求解。模型预测可溶物质和水流。较复杂的形式包括束缚水, 吸附、离子交换和迁移期间的分解。还介绍一个土壤热传导模型。

由于植物和土壤蒸发影响水分平衡，考虑这些过程的一个模型也包括在内。另外，气候影响植物生长和水分平衡，这在另一个子模型中考虑。

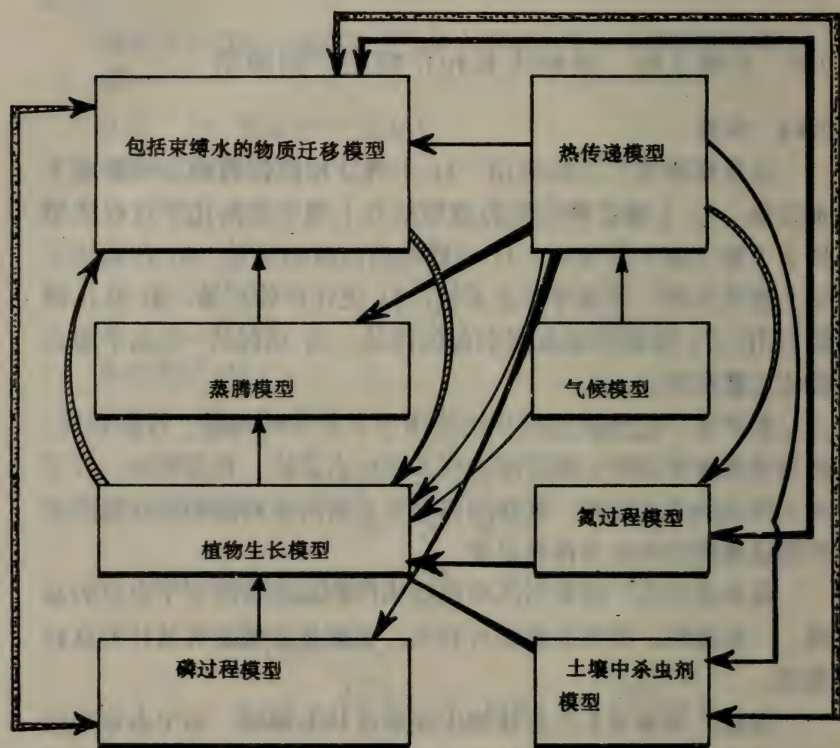


图7.42 总的作物生产可能需要一个总模型，由8个子模型组成。其中关系由箭头表明，箭头方向表示一个模型的输出用于另一个模型。

但是植物生长不仅取决于气候因素如温度和辐射，也取决于大气组成，水的可利用性及营养物和有毒物的浓度，因此，提出一个所有这些因素影响的模型。

最后，提出一个土壤中氮过程的模型，氮过程又影响植物生

长和土壤中氮的迁移。其他组份例如磷和杀虫剂也参与除了上面已提及的物质迁移过程之外的其他过程。因此对这些物质必须建立相似的模型。

提出的模型是相互关联的，关系必须包括在一个总模型中。图 7.42 表示子模型如何在一个作物生产的总模型中相关。应用其他的子模型形成总模型也可建立相似的图（见上述）。

7.9.2 土壤中的物质迁移和热传递

按照物质守恒原理，如 3.2.1 节提出的一样，土壤中物质迁移的微分方程如下式。

$$\frac{\partial(\theta C)}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(\theta D_{zz} \frac{\partial C}{\partial z} \right) + \frac{\partial}{\partial x} \left(\theta D_{xx} \frac{\partial C}{\partial x} \right) - \frac{\partial}{\partial z} (qC) + F \quad (7.174)$$

式中：C = 溶解的物质的浓度

θ = 水份

t = 时间

F = 源或 / 与沉降

z = 垂直坐标

q = 水流(垂直)

$D_{\bar{r}}$ 流体动力学扩散系数 + (包括机械分子扩散)

这个方程考虑一维对流(Darcys 方程)及二维扩散。

如果扩散仅在一维发生，方程简化为

$$\frac{\partial(\theta C)}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(\theta D_{zz} \frac{\partial C}{\partial z} \right) - \frac{\partial}{\partial z} (qC) + F \quad (7.175)$$

这个方程有一个解析解。在深度 $z=0$ ，时间 $t=0$ ，对外加量 M，浓度剖面可从下式求得：

$$C = \frac{M}{\theta} \left(\frac{1}{(4\pi D \cdot t)^{1/2}} \exp \left(-\frac{(z - qt/\theta)^2}{4Dt} \right) \right) \quad (7.176)$$

对二维扩散，解析解为

$$C = \frac{M}{\theta} \left(\frac{1}{(4\pi t(D_x \cdot D_z)^{1/2})} \times \exp \left(-\frac{(z - qt/\theta)^2}{4D_z \cdot t} - \frac{x^2}{4D_x \cdot t} \right) \right) \quad (7.177)$$

如流体动力学中一样, F 定义边界条件。

方程(7.174)并不考虑土壤细孔及毛细管中束缚的水。有可能用下列方程:

$$\begin{aligned} & \frac{\partial(\theta_m C_m)}{\partial t} + \frac{\partial(\theta_{im} C_{im})}{\partial t} \\ &= \frac{\partial}{\partial z} \left(\theta_m D_{zz} \frac{\partial C_m}{\partial z} \right) + \frac{\partial}{\partial x} \left(\theta_m D_{xx} \frac{\partial C_m}{\partial x} \right) \\ & - \frac{\partial}{\partial z} (qC) + F \end{aligned} \quad (7.178)$$

m 表示可移动的水, im 表示不能移动或束缚的水。

两相之间水的交换用下式描述:

$$\theta_{im} \frac{\partial C_{im}}{\partial t} = \beta(C_m - C_{im}) \quad (7.179)$$

如果束缚的或不可移动的水量是常数, 方程(7.179)可改写为

$$\frac{\partial(\theta_{im} C_{im})}{\partial t} = \beta(C_m - C_{im}) \quad (7.180)$$

现在可对方程(7.178)作数值解, 因为它可改写为

$$\begin{aligned} \frac{\partial(\theta_m C_m)}{\partial t} &= \frac{\partial}{\partial z} \left(\theta_m \cdot D_{zz} \frac{\partial C_m}{\partial z} \right) \\ &+ \frac{\partial}{\partial x} \left(\theta_m \cdot D_{xx} \frac{\partial C_m}{\partial x} \right) - \frac{\partial}{\partial z} (qC) \\ &+ F - \beta(C_m - C_{im}) \end{aligned} \quad (7.181)$$

解析解与(7.177)式相似。

如果出现吸附及解吸作用, 基本方程改为:

$$\begin{aligned} \frac{\partial(\theta C)}{\partial t} + \rho \frac{\partial S}{\partial t} &= \frac{\partial}{\partial z} \left(\theta D_{zz} \frac{\partial C}{\partial z} \right) + \frac{\partial}{\partial x} \left(\theta D_{xx} \frac{\partial C}{\partial x} \right) \\ &- \frac{\partial}{\partial z} (qC) + F \end{aligned} \quad (7.182)$$

其中, S 是吸附物质的浓度, ρ 是土壤的容重。

如果能把吸附考虑为比其他过程相对快的过程, 有可能用平衡等温线的方法描述吸附, 例如:

$$S = k_1 C + k_2, \text{ 方程(3.22)或方程(3.23).}$$

在时间 $t=0$, 表面($z=0$)发生外加量 M 情况下, 应用迁移模型的结果如图 7.43 所示。在这种情况下应用如下平衡方程:

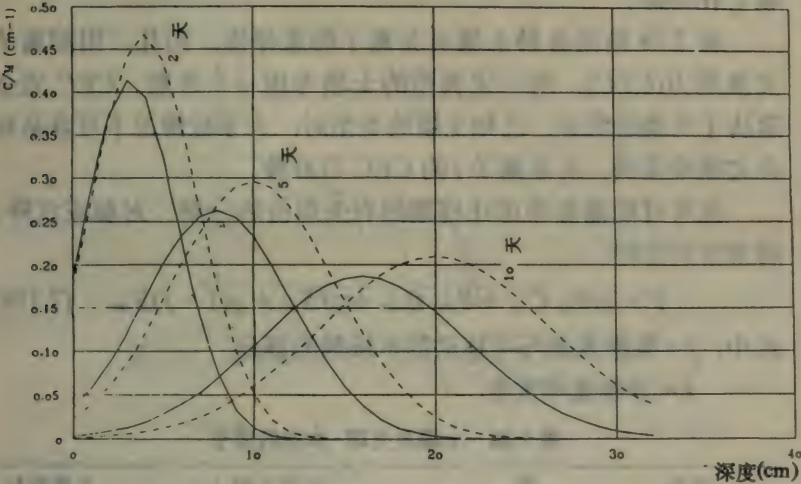


图7.43 在时刻 $t=0$, 于表面($z=0$)处外加量 M , 经 $t=2$ 天, $t=5$ 天, 及 $t=10$ 天后有及没有吸附时典型的浓度剖面图
—没有吸附 —吸附

$$S = 0.05C \quad (7.183)$$

吸附引起物质迁移的延迟。

吸附率与其他过程的速率可比较的情况下, 可用方程(3.24)或下列方程:

$$\frac{\partial S}{\partial t} = k_1 C - k_2 S + k_3 \quad \text{线性情况} \quad (7.184)$$

$$\frac{\partial S}{\partial t} = k_r \left(\frac{k_1 C}{1 + k_2 C} - S \right) \quad \text{Langmuir吸附等温线} \quad (7.185)$$

$$\frac{\partial S}{\partial t} = k_r (k_1 C^{k_2} - S) \quad \text{Freundlich 吸附等温线} \quad (7.186)$$

离子交换是第三种过程，没有包括在方程(7.174)中，在某些情况下可能是显著的。离子交换平衡的一个有用的方程是

$$K_{ij} = (S_j / C_j)^{v_i} (C_i / S_i)^{v_j} \quad (7.187)$$

K_{ij} 是选择性系数， C 溶液的当量浓度， S 土壤的当量百分数， v_i 和 v_j 化合价。

表 7.28 给出各种土壤有关离子的选择性。而且，用阳离子交换能力(CEC)，对一定类型的土壤考虑一个常数。CEC 完全取决于土壤的成分，已知土壤的类型时，大多数情况下可容易地在文献中找到。 S_i 是离子 i 的 CEC 百分数。

也有可能需要考虑迁移期间有关组份的分解。对源或沉降，可用下列方程：

$$F = \lambda(\theta_m C_m + \theta_{im} C_{im} + \rho f S_m + \rho(1-f)S_{im}) \quad (7.188)$$

式中， f = 吸附表面与可移动的水接触的部分

λ = 分解速率常数

表 7.28 土壤及土壤-水中的离子

交换	值	参考文献	土壤特征
$\text{Na}^+ / \text{NM}_4^+$	4.5	Dutt et al., (1972)	没有指明
Na^+ / K^+	4.5~6.3	Deist 和 Talibudeen (1967)	没有指明
$\text{Na}^+ / \text{Ca}^{2+}$	1.8~7.2	Bower (1956)	有机土壤
$\text{K}^+ / \text{Ca}^{2+}$	0.07~0.35	Andre' (1970)	冲积土壤
$\text{Ca}^{2+} / \text{Al}^{3+}$	215~435	Coulten 和 Talibudeen	酸性土壤

用下列微分方程计算垂直水流，方程对不饱和的土壤有效。

$$CA \frac{\partial \psi}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(K \frac{\partial \psi}{\partial z} \right) - \frac{\partial K}{\partial z} - S \quad (7.189)$$

式中， ψ 是土壤水的张力(m)， t 是时间(h)， z 是垂直坐标(m)。CA(ψ)是水容量(m^{-1})， $K(\psi)$ 水传导率(m/h)及 $S(z)$ 是由于植物的蒸发等失去的水(l/h)。从方程中可看到用这个方程时需要了

解两个关系：水分和土壤水张力之间的关系，即所谓的滞留曲线，见图 7.44，及水传导率与水分含量之间的关系，见图 7.45。

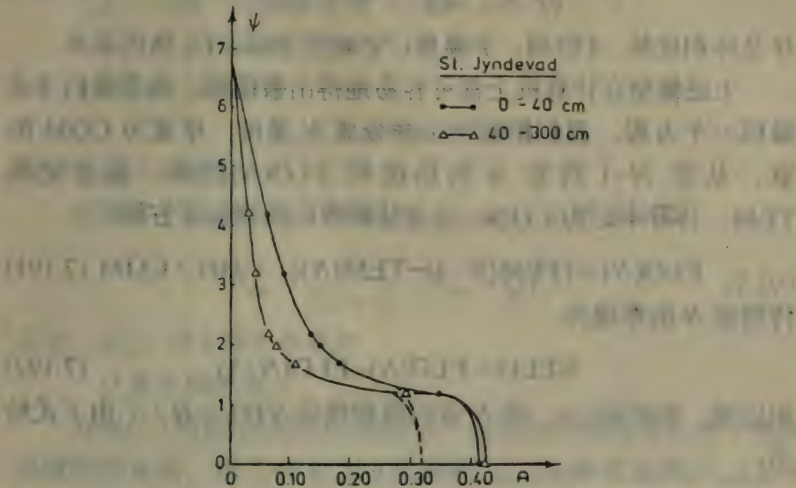


图 7.44 滞留曲线(丹麦 Jynde vad 地区的例子)。

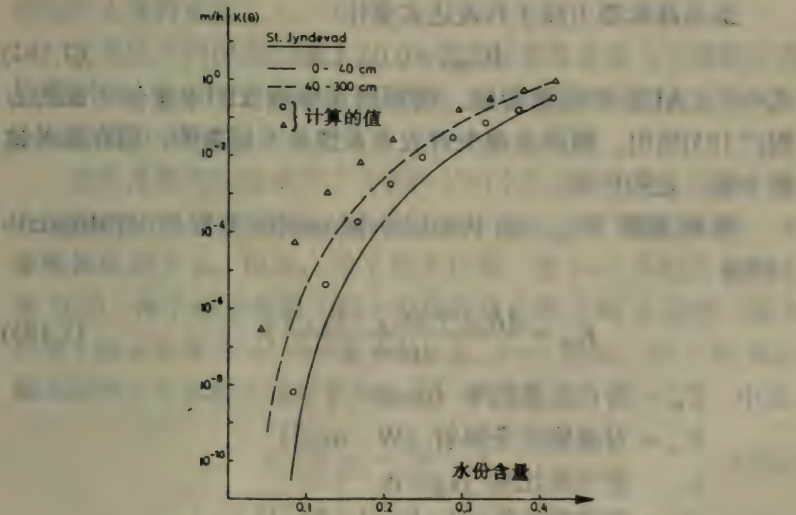


图 7.45 传导率作为水分含量的函数(丹麦 Jynde vad 地区的例子)。

根据能量守恒的原理, 用下列方程找出温度剖面图:

$$\frac{\partial(H \cdot T)}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial Z} \left(C_T \cdot \frac{\partial T}{\partial Z} \right) \quad (7.190)$$

H 是体积比热, t 时间, T 温度, Z 垂直坐标, C_T 热传导率。

上述模型在计算机上都可容易地得出数值解。如果我们考虑最后一个方程, 我们把柱体土样分成 N 等份, 厚度为 COM 的室。从室 $N-1$ 到室 N 的热流用 $FLO(N)$ 代表, 温度记为 TEM , 传导率记为 CON 。这意味着我们得到如下方程:

$$FLO(N) = (TEM(N-1) - TEM(N)) \cdot CON / COM \quad (7.191)$$

传到室 N 的净流为

$$NELO = FLO(N) - FLO(N+1) \quad (7.192)$$

相应地, 在时间 Δt , 第 N 室的容积热函 $VHT = H \cdot T$ 由下式给出。

$$VHT(N)_{t+\Delta t} = VHT(N)_t + NFLO(N)\Delta t \quad (7.193)$$

7.9.3 水平衡方面的植物内流

最高截取能力按下列表达式变化:

$$IC_{\max} = 0.05 \text{ LAI} \quad (7.194)$$

式中: LAI 是叶面积指数。按蒸腾速率蒸发的水量如下面的方程(7.195)给出。截取水损失对农业系统是不显著的, 但在森林建模中起一定的作用。

植物蒸腾 (E_{pt}) 由 Penman-Monteith 方程给出(Monteith 1975):

$$E_{pt} = \frac{\delta R_{nc} + \rho C_p \cdot \partial_e / r_a}{\lambda(\delta + j)} \quad (7.195)$$

式中: E_{pt} = 潜在的蒸腾率 (mmh^{-1})

R_{nc} = 对植物的净辐射 ($\text{W} \cdot \text{m}^{-2}$)

ρ = 空气的比重 ($\text{kg} \cdot \text{m}^{-3}$)

C_p = 空气的比热 ($\text{J} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$)

∂_e = 饱和亏损

r_a = 空气动力学阻力 ($s \cdot m^{-1}$)

λ = 蒸发散热 ($J \cdot kg^{-1}$)

j = 空气湿度计常数 ($0.667 \text{ mb} \cdot ^\circ C^{-1}$)

δ = 不同温度下的水汽压 ($mb \cdot ^\circ C^{-1}$)

R_{nc} 由下式求得

$$R_{nc} = R_n(1 - \exp(-0.4 \text{ LAI})) \quad (7.196)$$

其中: R_n = 净辐射。

对潜在土壤蒸发量, 用 $R_{nc} = R_n - R_{nc}$, 由下式计算:

$$E_{ps} = \frac{\delta}{\lambda(\delta + j)} (R_{ns} - Q) \quad (7.197)$$

其中: R_{ns} = 对土壤的净辐射

Q 是土壤热流

方程(7.195)给出潜在的蒸腾量, 但实际的蒸腾量取决于植物可吸收的水量。图 7.46 给出实际蒸腾(E_{AT})和潜在蒸腾(E_{PT})之间的关系, 作为 $(Q - Q_{wp}) / (Q_{FC} - Q_{wp})$ 的函数。式中 Q 是深度 z 的水分, Q_{FC} 较高的土壤持水量(田间持水量), Q_{wp} 是叶子萎焉时较低的土壤持水量。

在根区不同深度得到 E_{AT} 。土壤实际蒸发量也与土壤潜在蒸发量不同, 如图 7.47 所示, 该图是 E_{as} / E_{ps} 对土壤表面的实际水分含量的坐标图。

总的蒸腾相应地减少了方程(7.174)中的水分含量, 因此, 并入沉降($S(Z)$)。在计算机上用有限差分方法可解方程(7.189)。各参数都依赖于 ψ 。但是, 为了便于计算, 在 $t=1$ 的的基础上求 $S(Z)$ 。两个独立变量 z 和 t 的离散化在图 7.48 中说明, 图中用带 j 和 n 的符号 ψ_j^n 表示时间 $t=t_n$, $z=z_j$ 的值。图 7.49 表示解答程序。对水流方程用下列公式:

$$C \frac{\partial \psi}{\partial t} = - \frac{\partial q}{\partial z} - S \quad (7.198)$$

$$q = -K \frac{\partial h}{\partial z} = -K \frac{\partial \psi}{\partial z} + K \quad (7.199)$$

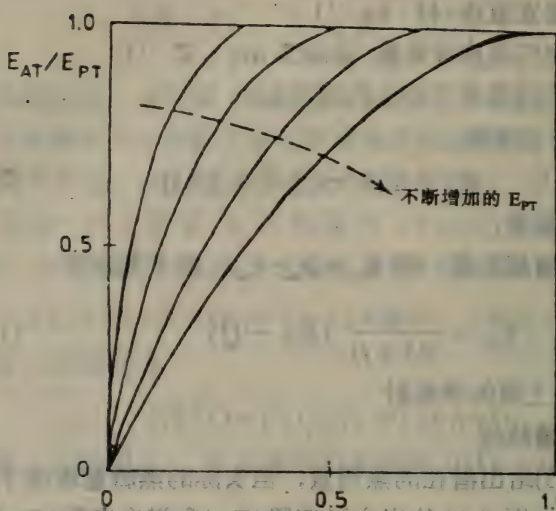


图 7.46 E_{AT}/E_{PT} 对 $(Q - Q_{wp}) / (Q_{FC} - Q_{wp})$ 的坐标图。

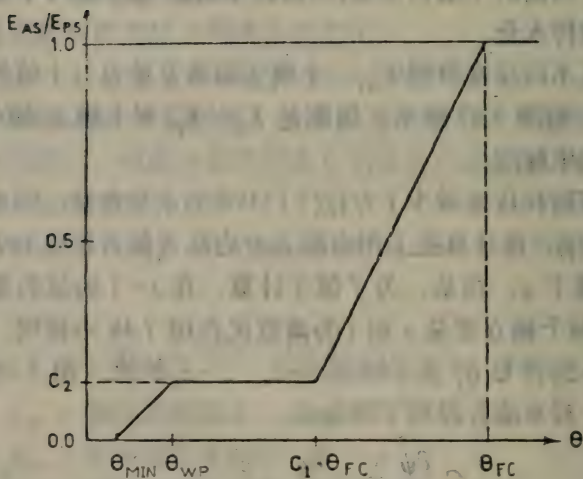


图 7.47 E_{AS}/E_{ps} 对 θ 的坐标图, C_1, C_2 是常数。

相应于离散化的方程是

$$\left[H \right] \bar{\psi} = \bar{D} \quad (7.205)$$

边界条件包括在 B_1, C_1, D_1 及 A_n, B_n, D_n 中。

在计算机上很容易求得方程组的解。

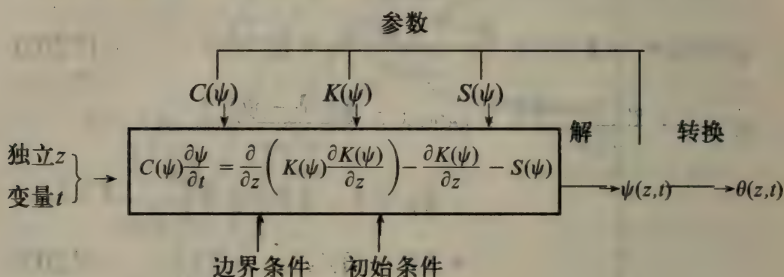


图 7.49 解答程序。

7.9.4 如何考虑气候对植物生长和水平衡的影响

植物生长和水平衡模型中用的气候强制函数表明了显著的昼夜和季节过程。由于这些模型中包括的许多过程是非线性的并相互作用，所以在模拟程序中考虑昼夜和季节过程可能是重要的。往往用平均的逐天气候数据，用有关的强制函数：温度、辐照，降水等的表考虑季节过程。

考虑气候强制函数的昼夜过程通常更困难。假定在时间的 f 部分为阴天，时间的 $1-f$ 部分为晴天。由晴天和阴天的辐射通量计算出一个时间区间内射入的辐射通量。波段 $400 \sim 700\text{nm}$ 的辐射通量 ($\text{Jm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 依赖于太阳的高度。图 7.50 表示辐射通量作为太阳高度的函数。A) 标准晴天的直射通量，B) 标准晴天的天空散射辐射，和 C) 标准阴天的散射辐射。 f 值可从下式求得：

$$f = \frac{\int I_c - \int I}{\int I_c - \int I_0} \quad (7.206)$$

式中 $\int I_c$, $\int I$ 和 $\int I_0$ 各为晴天每日局部辐射，阴天每日局部辐射及实际测定的每日总辐射。

一日内任何时刻总的短波辐射可按下式估计：

$$I = f I_o + (1-f) I_c \quad (7.207)$$

晴天和阴天的标准短波辐射通量可从太阳高度的正弦算得。这个正弦值依赖于入射角和纬度的正弦和余弦，及太阳高度角的余弦，即下式：

$$\sin \beta = \sin \gamma \cdot \sin \alpha + \cos \gamma \cdot \cos \alpha \cos 2\pi(t_h + 12) / 24 \quad (7.208)$$

其中 β = 太阳高度， γ 测量地的纬度， α 太阳的入射角， t_h 一日中的时间(小时)。

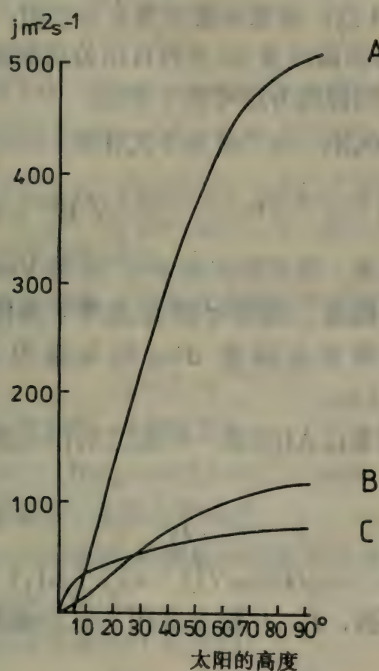


图7.50 射入的可见光(光合作用活跃的)辐射(400~700nm)作为太阳高度的函数。

A: 标准晴天的直射辐射; B: 标准晴天天空散射辐射;
C: 标准阴天散射辐射。

用布伦特(Brunt)的公式(1932)估计长波辐射:

$$B_n = \sigma \cdot T^4 (0.56 - 0.0923(0.75 PV)^{0.5} (1 - 0.9f)) \quad (7.209)$$

其中 T 是空气绝对温度, σ 是斯蒂芬-波尔兹曼 (Stefan-Boltzmann) 常数, PV 是蒸汽压力 (mmHg), f 的定义如上。

如计算短波辐射一样, 可分别计算晴天和阴天的 B_n 。用按方程 (7.206) 求得的 f 。用布伦特公式的主要问题是假定夜间的云量与白天的相同, 这是不合适的。但是, 通过测量天空温度, 可以改善长波辐射损失的计算。

通常可利用每天的最高和最低温度来计算昼夜过程。可假定最高温度出现在 14 点, 最低温度出现在日出时。现在用日出到 14 点之间周期的正弦曲线及 14 点到日出为周期的另一条正弦曲线描述昼夜过程。同样的方法可用于零点。

湍流扩散阻力 (r_n) ($s \cdot m^{-2}$) 可用下式计算:

$$r_n = \ln \left(\frac{z_r - d}{z_0} \right) \ln \left(\frac{z_r - d}{z_c - d} \right) / (k^2 v_r) \quad (7.210)$$

z_r 是表面之上的高度。那里的风速为 v_r , k 是 Von Karman 常数 (0.4), z_c 是作物的高度。高度 d 和 z_0 是零平面位移及作物的粗糙长度, 因为它假定在高度 $d+z_0$ 的风速为零。往往假定 $d=0.63z_c$ 及 $z_0=0.13z_c$ 。

穿过叶面积指数 (LAI) 的第一叶层之后出入的辐射通量可用下列方程计算:

$$I_2 = r_c \cdot I_1 \quad (7.211)$$

$$I_3 = I_1 \cdot \exp(\text{Ext}_{\text{dir}} \sqrt{(1-\sigma) \cdot \text{LAI}_1}) \quad (7.212)$$

式中: r_c 是反射系数, I_1 , I_2 和 I_3 在图 7.51 中解释。 σ 是散射系数。

因为较低水平的叶片, 也有反射通量:

$$I_4 = r_c \cdot I_3$$

辐射通量平衡式给出有关叶层中吸收的辐射通量 (A):

$$A_1 = I_1 + I_4 - I_3 - I_2$$

$$= (1 - r_c) I_1 (1 - \exp(\text{Ext}_{\text{dir}} \sqrt{(1-\sigma) \cdot \text{LAI}_1})) \quad (7.213)$$

现在可以求出一个给定水平面上的辐射及光合作用 (见下

节)。依据模型的目的,要进行每个水平的平均辐射或平均光合作用的计算。

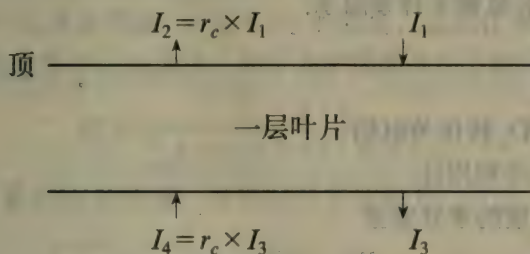


图 7.51 通过第一叶层后出入的辐射通量。

假定风剖面图是对数形式,可用来计算植冠内的风速。

$$u_c = u_r \ln \left(\frac{z_r - d}{z_0} \right) / \ln \left(\frac{z_r - d}{z_0} \right) \quad (7.214)$$

式中: u_c 是植冠顶部风速。

为了计算光合作用,需要植物覆盖的消光系数。入射的辐射 I_i 为

$$I_i = I \cdot e^{-\text{Ext} \cdot \text{LAI}} \quad (7.215)$$

Ext 可从下式求得: (直射光)

$$\text{Ext}_{\text{dir}} = 0.5(1-\sigma)^{0.5} / \sin \beta \quad (7.216)$$

式中: σ 是散射系数, β 是太阳高度。

用方程(7.216)算得的同测量获得的消光系数之间有着很好的一致 (de Wit et al., 1978)。

散射光的消光系数由下式给出:

$$\text{Ext}_{\text{dif}} = 0.8(1-\sigma)^{0.5} \quad (7.217)$$

绿叶和可见光,波段平均的消散系数是 0.2。在近红外区,绿叶的消散系数是 0.8。

测量值不可利用时,可用下列方程估计总辐照中直射辐照所占的分数:

$$\frac{I_{\text{dir}}}{I_{\text{tot}}} = \exp \left(\frac{-0.15}{\sin \beta} \right) \quad (7.218)$$

式中: I_{dir} 是直射辐照, I_{tot} 是总辐照。

7.9.5 植物生长和作物生产的模型

植物生长依赖于许多因子:

- 1) 辐射
- 2) 呼吸
- 3) 把 CO_2 转化为组织
- 4) 水的可利用性
- 5) 长时期的水分紧张
- 6) 温度
- 7) 营养物浓度
- 8) 各种物质的浓度

因此, 如果必须同时考虑所有这些因子, 植物生长模型将是一个相对复杂的模型。而且, 许多因子是变量, 需要一个子模型去计算这些因子, 包括植物生长对因子的可能影响。图 7.52 说明建立植物生长总模型所需的各子模型之间的相互作用。辐射和光合作用之间的关系可从下式获得:

$$F_g = \frac{F_{mm} \sum A}{(F_{mm} \sum A r_x) / \varepsilon + \sum A + F_{mm}} \quad (7.219)$$

式中: F_g 是总同化率($\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$), F_{mm} 是最大同化率, \sum 是效率系数, r_x 是羧化阻力, ε 是二氧化碳浓度, A 在波长 400~700nm 范围内吸收的辐射通量 $[\text{J} \cdot \text{m}^{-2}(\text{叶}) \cdot \text{s}^{-1}] = \text{Wm}^{-2}(\text{叶})$ 。

另一个可能的公式是

$$F_f = (F_{mm} + R_d)(1 - \exp(-A \sum / (F_{mm} + R_d))) \quad (7.220)$$

式中 R_d 是暗呼吸($\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$)。

暗呼吸可从方程(7.217)的总同化率中减去。

在 C_3 植物 (见表 7.29) 中, 光呼吸和暗呼吸一起出现, 因此净同化低于 C_4 植物。一些 C_3 和 C_4 植物列在表 7.29 中。在同化过程中仅发生光呼吸, 它并不利用贮藏库的糖。正常的约为总同化率的 0.2~0.3。按照 Lanig et al (1974)。光呼吸 (R_f) 对总同化率 (F_g) 之比为:

$$\frac{R_f}{F_g} = \frac{t \cdot V_o \cdot O \cdot r_x}{K_o \cdot \varepsilon} \quad (7.221)$$

式中 t 是释放的羟基醋酸碳的分数 (0.25), V_o 最大加氧率, K_o 氧浓度 O 的米氏常数, ε 是 CO_2 的浓度。总同化率 (F_g) 本身也由于氧的竞争效应而减少, 如下列扩展的米氏方程所示:

$$F_g = \frac{\sum A \cdot \varepsilon}{\sum A \cdot r_c (1 + O / K_o) + \varepsilon} \quad (7.222)$$

式中: ε 是 CO_2 的浓度, 其他符号定义如上。

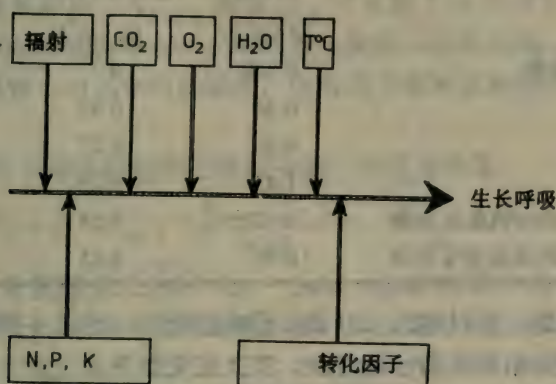


图7.52 植物生长作为辐射 CO_2 , O_2 , 水、温度、氮、磷、钾和其他元素的函数。转化因子由植物组织的成分决定。

表 7.29 典型的 C_3 和 C_4 植物

C_3	C_4
小型谷物 (小麦、大麦、燕麦、黑麦、水稻)	热带禾本科植物, 如玉米、高粱、黍、
温带草地的禾本科植物	甘蔗、罗得草、疾藜草
甜菜、马铃薯、向日葵、棉花	一些喜盐植物, 如大米草、猪毛菜、
具固氮能力的所有豆科植物	滨藜, 红树林
几乎所有的树 (除红树林之外)	

生长意味着初级光合产物转化为植物物质。转化的效率取决

于形成的干物质的化学成分。一些转化因子如表 7.30 所示。可用平均数 0.7 作为转化效率因子。

由于水分缺少而减少生长的方程如下:

$$G_{r,w} = GE_{at} / E_{pt} \quad (7.223)$$

式中, $G_{r,w}$ 是减少的生长, G 可从方程(7.222)在乘以有关转化效率因子之后求得, 比 E_{at} / E_{pt} 按 7.9.3 节所述求得。

表 7.30 由葡萄糖合成五类植物物质的转化特性

	生产值 ($\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)	CO_2 生产因子 ($\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)	需氧因子 ($\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)
碳水化合物	0.860	0.7	0.051
脂肪	0.36	0.47	0.035
木质素	0.46	0.27	0.090
有机酸	1.43	-0.25	0.13
含 NO_3 的有机氮复合物	0.47	0.58	0.030
含 NH_3 的有机氮复合物	0.70	0.15	0.74

但是, 长时期的水分紧张影响植物的一些基本特性。这种效应表现为相对蒸腾亏缺(TD), TD 定义如下:

$$\text{TD} = \frac{E_{pt} - E_{at}}{E_{pt}} \quad (7.224)$$

累积的相对蒸腾亏缺(CTD)定义为:

$$\text{CTD} = \int_0^{t_c} \frac{\text{TD}}{t_c} dt \quad (7.225)$$

式中: t_c 时间系数, 往往选择为 10 天。对生长率的影响用下列方程:

$$G_{rw} = G(1 - \text{CTD}) \quad (7.226)$$

往往假定轻度水分紧张对生长没有影响。

因此 TD 仅包括在(7.225)中, 那里的 TD 超出随意选择的值 0.4。

水分变得可利用时, 影响逐渐消失。用 CTD 的消除指数描述, TD 值低于 0.4 时。消除指数为 0.1 天^{-1} 。

温度对生长率和呼吸率的影响可用有关方程考虑。大多数情况下往往简单地用 Q_{10} ，通常设 $Q_{10} = 2.0$ 。

氮对植物生长的影响用下列表达式模拟：

$$G_{r,N} = G \cdot R_N \quad (7.227)$$

式中： $G_{r,N}$ 是考虑 N 影响的生长率， G 生长率， R_N 可从图 7.53 找到。

图 7.53 示明植物氮浓度减少引起的生长减少。 $N_{\max, p}$ 代表植物中氮的最高浓度， N_p 为植物中氮的实际浓度， $N_{\min, p}$ 为植物中氮的最低浓度。 $N_{\max, p}$ 和 $N_{\min, p}$ 可从图 7.54 中求得。已知植物各部分生物量的分布时，可找到并使用一个平均值，否则有必要模拟植物不同部分的氮浓度。这可用下面对植物整体说明的相同方法。

N_p 是用下列方程包括在模型中的一个状态变量：

$$\frac{dN_B}{dt} = N_u = G \cdot N_{\max, p} \cdot \frac{N_{\max, p} - N_p}{N_{\max, p} - N_{\min, p}} \cdot \frac{N_s - N_{\min, s}}{N_{\max, s} - N_{\min, s}} \quad (7.228)$$

式中： N_u 是氮吸收 ($\text{kgN} / \text{day} \cdot \text{ha}$)， N_B 是植物中的氮 ($\text{kg} \cdot \text{N} / \text{ha}$)。 $N_{\max, s}$ 土壤中氮的最高浓度， N_s 土壤中氮的实际浓度， $N_{\min, s}$ 土壤中氮的最低浓度， N_p (定义如上) $= N_B / B$ ，其中 B 是生物量 (kg / ha) (见上述)。这里的 $N_{\max, s}$ 指的是 N_s 的最大值。高于 $N_{\max, s}$ 的 N_s 值应该用下节中提出的氮子模型来避免。

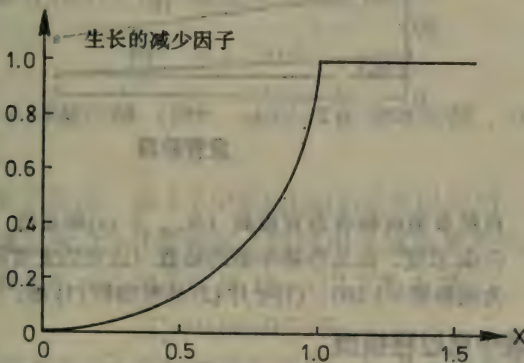


图7.53 干物质积累的减少因子，作为标准化的氮浓度的函数。 x 算得为 $(N_p - \text{LNCL}) / (N_{\min, p} - \text{LNCL})$ 。LNCL 如图 7.54 所示。

建立了一个植物生长模型之后，下一步应该对作物生产建模。一个近似但简单的方法往往能把谷物生产与植物中 N 的总量很好地联系起来。N 对植物中 N 之比的通常范围为 0.74~0.82。可用 0.78 平均值把植物中总 N 转变为谷物中 N。总的谷物生产可从谷物中氮或蛋白质浓度算出。但是这种方法在水分非常短缺的情况下是无效的。

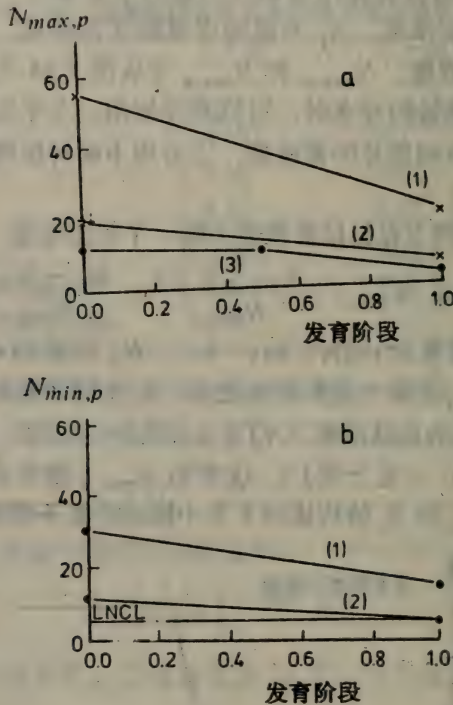


图7.54 自然草地植物各器官最高 ($N_{min,p}$) (a)和最低 ($N_{min,p}$) (b)氮浓度，作为作物年龄的函数 (这里的发育阶段定义为成熟期=1.00)。 (1)叶片 (2)非叶物质 (3)根。

7.9.6 土壤中氮过程模型

图 7.55 说明了一个模型，它考虑土壤中最重要氮过程。这个模型存在许多修改型，但差别很小。过程可用许多不同途径

定量地描述，但下面提出的方程是相当一般性的，如建模者认为必要，可容易地用其它描述替代。

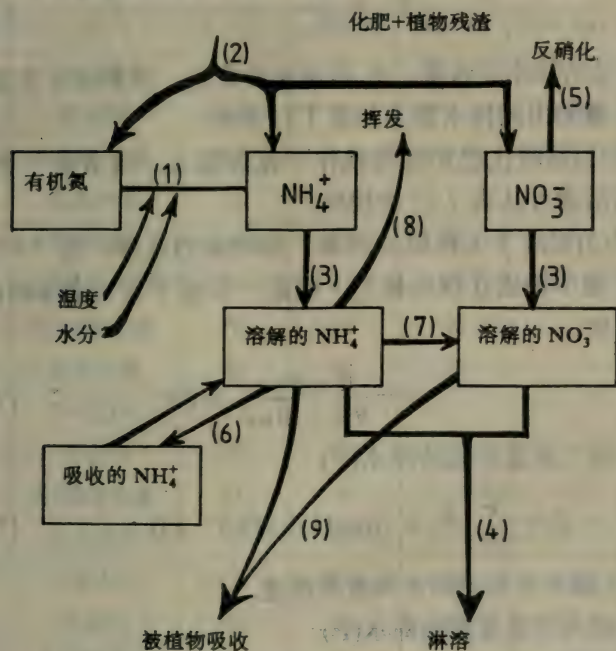


图 7.55 土壤中氮过程的模型。

过程(1)矿化作用可用一级反应表达或描述：

$$\frac{dN_s}{dt} = k_N DN \quad (7.229)$$

式中： N_s 是可溶解的氮（铵）， k_N 是矿化速率常数， DN 碎屑物中氮的浓度。

速度取决于温度，表 3.7 中的(1)或(4)式可以应用。

如果土壤温度(T_s)不可利用，则可用土壤温度和气温之间的如下关系，本式至少可用于深度 15cm 以下的土壤。

$$T_s = 0.66 + 0.93 T_a \quad (7.230)$$

式中， T_a 是前 7 天 2m 高处的平均气温， T_s 是土壤温度。

速率也依赖于 7.92 节计算的水份含量。

速率因子 F_w 调节, F_w 可从下式求出:

$$F_w = \frac{\theta}{\theta_{fc}} \quad (7.231)$$

式中: θ 是实际水分含量, θ_{fc} 最高水分含量。饱和水分含量及不同类型土壤的田间持水能力如表 7.31 所示。

过程(2)说明化肥和植物残体中氮的输入。前者是一个强制函数, 而后者可从表 7.32 中找出。

过程(3)相应于无机氮的溶解。溶解氮的迁移, 见 7.92 节中提出的土壤中物质迁移的模型。假定: 只要下列三个准则满足, 溶解就发生:

$$\text{I:} \quad r = \frac{\theta - \theta_{WP}}{\theta_{FC} - \theta_{WP}} \geq 0.8 \quad (7.232)$$

II: 前二天及目前的降水(P)

$$P = \sum_{i=j-2}^j P_i > 7\text{mm}(1 + 2(0.9 - r)) \quad (7.233)$$

r = 土壤中可利用的水的有关浓度。

III: 前六天及目前的降水(P)

$$P = \sum_{i=j-6}^j P_i > 12\text{mm}(1 + 2(0.9 - r)) \quad (7.234)$$

过程(4)是淋溶, 可按照 7.9.2 节提出的物质迁移模型描述。

过程(5)是反硝化作用 N_d , 由反硝化脉冲(N_1)及扩散反硝化(N_2)组成。

$$N_d = N_1 + N_2 \quad (7.235)$$

$$N_1 = \alpha \times N_F \quad (7.236)$$

N_1 仅作为脉冲包括在内。 α 依赖于土壤类型。

N_F 是用的化肥量。

下列三个准则都满足时, N_2 出现:

$$\text{I:} \quad T_s > 5^\circ\text{C} \quad (7.237)$$

式中 T_s 是土壤温度。

表7.31 每25cm土壤层的水分含量 (自由空隙 = 充水的土壤
减去 44%体积孔隙的 FC 田间持水量)。

土壤	水	0~25	25~50	50~75	75~100	合计
1	不可利用	15	15			30
	可利用	40	20			60
	田间持水量	55	35			90
	自由空隙	55	75			130
2	不可利用	20	15	15		50
	可利用	50	45	45		140
	田间持水量	70	60	60		190
	自由空隙	40	50	50		140
3	不可利用	15	15			30
	可利用	50	30			80
	田间持水量	65	45			110
	自由空隙	45	65			110
4	不可利用	20	15	15	15	65
	可利用	50	35	25	25	135
	田间持水量	70	50	40	40	200
	自由空隙	40	60	70	70	240
5	不可利用	25	25	25	25	100
	可利用	50	40	30	30	150
	田间持水量	75	65	55	55	250
	自由空隙	35	45	55	55	190
6	不可利用	30	30	30	30	120
	可利用	50	40	40	40	170
	田间持水量	80	70	70	70	290
	自由空隙	30	40	40	40	150

$$\text{II: } \frac{(\theta - \theta_{WP})}{(\theta_{FC} - \theta_{WP})} \geq 0.9 \quad (7.238)$$

$$\text{III: } N_s > 0.6 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ cm}^{-1} \quad (7.239)$$

$$N_2 \text{ 用一级反应描述: } N_2 = -dN_s / dt = -K_N N_s \quad (7.240)$$

模型中无机氮考虑为铵或硝酸盐。铵可能被吸收或被离子交换结合。这是过程(6)，描述如 7.9.2 节所述。

铵氧化为硝酸盐，即硝化作用是过程(7)，可用下式建模：

$$\frac{d(\text{NH}_4^+ - \text{N})}{dt} = -k_{\text{NH}_4^+} \cdot (\text{NH}_4^+ - \text{N}) \quad (7.241)$$

其中 $(\text{NH}_4^+ - \text{N})$ 是给定土壤层中的铵浓度， $K_{\text{NH}_4^+}$ 是速率常数。

过程(8)相应于氨的挥发。上层土壤中氨的浓度用一个平衡式求出：

$$\log \frac{(\text{NH}_3 - \text{N})}{(\text{NH}_4^+ - \text{N} - \text{NH}_3 - \text{N})} = \text{pH} - \text{pK} \quad (7.242)$$

式中 $(\text{NH}_3 - \text{N})$ 是氨的浓度， $(\text{NH}_4^+ - \text{N})$ 氨和铵的总浓度，pH 是土壤的 pH， $\text{pK} = -\log k (\text{pK} = 9.3)$

从下式可求得挥发率 V_{NH_3} ：

$$V_{\text{NH}_3} = D_{\text{NH}_3} \cdot (\text{NH}_3 - \text{N}) \quad (7.243)$$

式中 D_{NH_3} 是土壤中氨的扩散系数 (也见 7.9.2 节)。

表 7.32 不同的作物及收获方法收获后田里的残余物

方法	农场收获				实验收获			
化肥	没施氮肥		施氮肥		没施氮肥		施氮肥	
作物	t DM	kg N	t DM	kg N	t DM	kg N	t DM	kg N
草 ¹⁾	1.5	20	1.5	25	1.5	20	1.5	20
草 ²⁾	3	40	3	50	3	25	3	50
小麦(W)	3	40	3	50	2	30	2	35
大麦(S)	3	40	3	50	2	30	2	35
油菜(S)	3	40	3	50	2	30	2	35
甜菜(F)	3	40	3	50	1	30	1	20

注：1) 建立谷物覆盖作物的第一年秋季，

2) 第二年和以后年份的秋天。

从 7.9.5 节提出的模型可发现无机氮离子（铵和硝酸银）的吸收。这包括在模型中作为过程(9)。这过程相应于根区土层氮的沉降，根区深度取决于植物种类。

表 7.33 草地收获后的残余物（按 Jensen, 1980）

施的化肥(kgN / ha)	0	500	750
茬(t DM / ha)	1.2	1.2	1.2
根(t DM / ha)	2.0	1.4	1.5
茬中的氮 %	0.74	2.19	2.27
根中的氮 %	0.87	1.49	1.54
茬中的氮(kg / ha)	8.3	25.4	27.7
根中的氮(kg / ha)	17.7	21.4	23.3
茬和根中的氮(kg / ha)	26.0	46.8	51.0

第 7 章习题:

1. 改良湖泊 x 的水质有两种途径。1) 增加稀释（冲刷）率，2) 通过废水处理减少水流中的营养浓度。目前的周转时间是 8 个月。认为最受限制的营养物质是磷，它的平均输入为 $12\mu\text{g} / \text{l}^{-1}$ 。可把湖泊考虑为完全混合反应器。你会选择哪种途径，为什么？

2. 一种有毒的非生物降解物质在 x 点连续地以固定的速率释放入河道。河的流速是 0.5ms^{-1} ，扩散系数为 $25\text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$ 。在 x 点有毒物质的浓度用 z 表示。从 x 点顺流 2km 的浓度是多少？如果扩散作用可忽略不计，浓度为多少？

3. 河流的平均流速为 0.7ms^{-1} ，平均深度 1.5m，估计在 12°C ， 15°C 和 20°C 氧从大气迁移到水中的速率。

4. 在枯水期，一条河流有如下特征：流速 $70\text{m}^3\text{s}^{-1}$ 及

0.4ms^{-1} , 温度 24°C , 深度 2m , 溶解氧 85% , x 点的 BOD_5 2mg/l 。如果河流中最少滞留 5mg/l , x 点上多少公斤 BOD_5 会释放入河道? 考虑平均的率常数。硝化作用可忽略不计。

5. 30km (宽 10km , 深 30m) 的峡湾接受 0.1% 盐分 $50\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ 速率的淡水。海洋的盐度是 3% , 如果扩散系数估计为 $30\text{m}^2 \text{s}^{-1}$, 远海 10km , 15km , 和 20km 处的盐分各为多少?

(陆健健译 张利权校)

				盐度 (‰)
				盐度 (‰)
10.0	12.5	15.0	20.0	3.0

8. 生态模型在环境管理中的应用

本章涉及有关环境模型在管理中应用的特殊问题。第一节概述这类模型的特征，而第二节讨论环境问题与模型之间的关系，包括管理模型的普遍性。

选择3个说明性的例子来证明可以用模型来解决问题的广泛性。3个例子是：富营养化问题，即，使用前面7.4.4节中介绍过的模型，提出预测的有效性；应用阈值考虑，来评价一个娱乐区的人类环境负荷量；应用湿地林模型，最终选择一个能量模型和管理对策。这些问题完全是环境问题的3个典型类型，今天可以应用模型来解决这些问题，并且，所介绍的3个模型的结构同时也表明建模可能性的广泛范围，提供给今日的建模者。

8.1 环境管理模型

科学的与环境的管理模型之间没有原则区别。另一方面，环境管理模型具有一些特征，这将在本章中介绍。

要解决的管理问题通常可以系统地阐述如下：如果强制函数（管理活动）是多变的，那么对生态系统状态的影响将是什么？模型用于回答这个问题，或换句话说，当强制函数随时间和空间而变化时，用于预测系统将会发生什么变化。

术语控制函数用来表示人类可以控制的强制函数，例如，矿石燃料的消耗，用水坝调节河流中水位，污染物排放或渔业政策。

某一类环境管理模型被称为控制模型。它们和其他这样的模型不同之处在于以下两要素的内容：

1) 控制过程的定量描述

2) 目标的形式体系和成果的评价

控制模型和其他环境管理模型之间的差别最好能用例子来说明。7.4.4 节中介绍的富营养化模型可以用作管理模型。如果找出模型对各种营养物输入的响应, 我们则得到作为模型输出的相应方案。管理者可以在这些方案中选择一个, 选择一个从生态-经济观点来看较好的方案。该模型被用作环境管理工具, 但它不是控制模型, 控制模型需要把目的化成公式, 例如我们要在某一时期内, 取得某一透明度的湖水。此外, 我们必须把营养物改变的输入引进模型, 并且, 通过使用模型找出透明度与营养物输入之间的关系。管理者根据这关系直接找出为达到目标而必须选择的营养物输入。换言之, 它需要一些附加的方程, 需要把概念引进模型来建立控制模型。在许多情况下, 这是可行的, 但它增加了模型的复杂性。在控制函数可以连续变化的情况下, 控制模型的优点往往足以证明模型的附加复杂性是有道理的, 但是, 如果只有少数可能性可用, 建立控制模型几乎是不值得的。

在富营养化的情况下, 只有少数方法能够减少营养物输入, 按这些方法或方法组合的已知效率, 可以很容易地改变这些方法。在这种情况下, 管理问题是: 在少数可能性中选择哪种方法? 可以简单地通过相应方案的比较, 回答这个问题。

在目标是多重的情况下, 不是所有化成公式的目标都能同时达到。或许一些目标甚至是矛盾的。有几种方法可用于运算研究来解决这样的多重目标问题: 线性变换、控制指数的应用、在目标函数空间中度量的应用, Pareto 方法等 (见 Haines, Hall 和 Freedman, 1975)。然而, 控制函数的最后选择可根据主观准则最终确定。例如, 美学不能转化成公式。换言之, 最终的决策是政治性的。

更进一步的复杂性是建立生态经济模型。随着在建立生态学和经济学方面得到更多的经验, 将会发展越来越多的生态经济模型。找出控制函数与经济之间的关系, 往往是可行的, 但在大多数情况下, 评价经济与生态系统状态之间的关系是很困难的。例

如，增加的透明度的经济学优点是什么？生态经济模型在一些情况下是有用的，但是，至少应该十分谨慎地使用，在应用结果之前，应该严格评价经济与环境条件之间的关系。

控制模型和生态经济模型的这个介绍可给予这样的印象：环境模型总比科学模型更复杂。其实并不是这样的。环境管理模型往往比科学模型具有更清楚的模型目标公式，这可能使它更容易直接选择模型的复杂性。关于所需的环境管理模型的预测价值方面的知识也可能使建模者能减少它的复杂性，而模型的科学使用意指建模者严格地探索减少复杂性的可能性。

数据收集是模型建立中最花钱的部分，对许多水质模型来说，数据收集占建模总成本的 80%~90%。由于复杂模型需要比简单模型更多的数据，环境管理模型的复杂性的选择应该与要解决的环境问题密切相关。

因此，毫不奇怪，在经济上牵涉大的大型生态系统，所建立的环境管理模型是最复杂的。

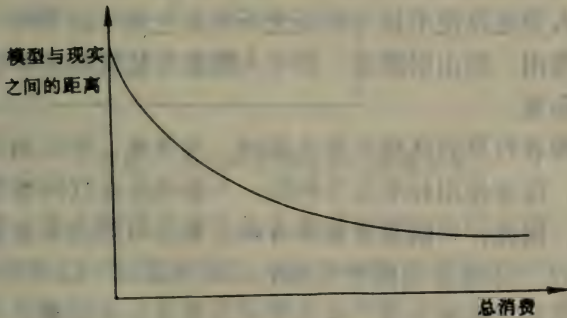


图8.1 熟练的建模者在模型和数据收集投资越多，他将更接近于现实的预测，但是，对投资的下一个美元，他都是获利更少，并且，决不可能给出完全精确的预测。

在特定情况下，扩展数据收集计划和增加模型的复杂性，总是可以改善环境模型的预测性能，当然条件是，建模者需要足够

的技能以了解整个计划的进一步扩展应该朝哪个方向发展。然而，项目的经济性与模型精确性之间的关系有点象图 8.1 所示。模型与现实之间差距的减少对下一步投资来说将更少。但是，图 8.1 中的曲线形状也清楚表明误差决不会完全消除：所有模型预测与图 2.7 相比都有标准差。对科学工作者来说，这并不奇怪，但决策者往往不了解，对他们来说，建模者必须向之介绍他的结果。

如果适当地执行，可用验证来确定标准差。用于环境决策的模型结果总是应该附有预测的标准差指示，并且，对决策者阐明这种标准差的含意是很重要的。建模者甚至应该给出关于如何适当使用结果和标准差的介绍。当标准差介绍给决策者时，他们常常错误地使用：把这些作为表示可以减少多少费用而对环境质量没有任何影响的数字。

工程师们应用安全因子来确保建筑物或桥梁可以持续一定的时期，即使在极端条件下坍塌的概率很小。在这种情况下，决策者决不要干预安全因子的使用，这是工程师的模型计算的标准差。没有人会建议使用较小的甚至不用安全因子以节约一些混凝土和减少费用。理由很简单：没有人愿意对建筑物或桥梁最小的坍塌概率负责。

当决策者打算对环境问题决策时，很奇怪，情况却完全不同了。这里，他要使用标准差节约钱，不是确保在任何情况下的高质量。因此，对决策者解释各种决策的可能结果是建模者的责任。不过，环境管理模型预测的标准差未必可以转化成概率，因为我们不知道概率分布。它几乎不是普通分布函数之一，但是有可能定性或半定量地使用标准差，并用文字来翻译结果的含意。建筑工程师们实际上多少是处于相同的情况，他们已成功地说服了他们的决策者。为什么环境建模者不能同样这样做呢？

第一次着手环境问题时，使用简单模型常常是有益的。它们需要很少数据，可以给建模者和决策者一些初步的结果。如果由于这个或那个原因，建模计划停止在该阶段，简单的模型仍然比

没有模型好，因为它至少会给出问题的一个概观。

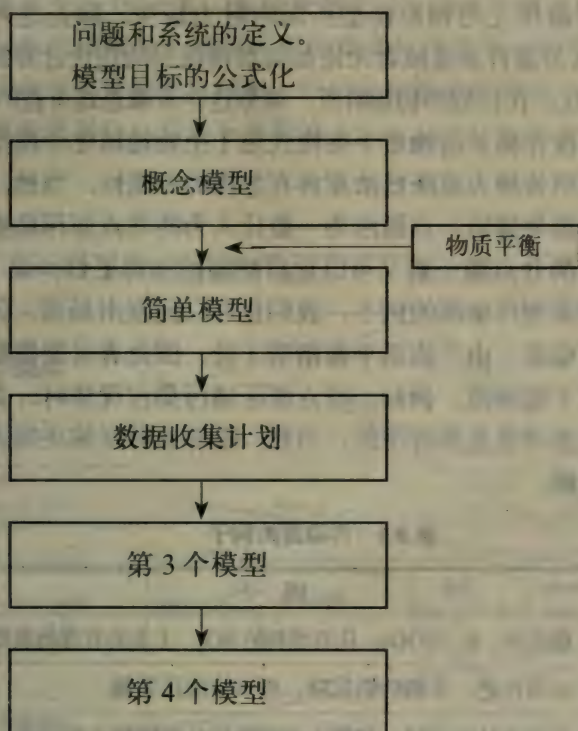


图 8.2 复杂的管理模型的发展方案。

此外，简单的模型是建立更复杂模型的良好开端。在许多情况下，正如 2.2 节中提到的，模型的建立可看作是一个迭代过程。图 8.2 显示了一个复杂模型是如何逐步发展的。图 8.2 中的最初模型步骤是概念模型。它用于获得系统中过程和状态变量的概况。下一步是简单模型，它直至得到校准和证实。简单模型用于为一个更综合的程序建立一个数据收集程序，这个更综合的程序用于最终选定版本的模型。然而，如同图 8.2 也显示的那样，第三个模型在使用中往往会暴露出一些缺点。第四个版本将力图消除这些缺点。初一看，似乎是很麻烦的过程，但是，正如上面

提到的，由于数据收集是建模的最昂贵部分，而建立一个用于数据收集程序最优化的初步模型所需的财力较少。除此之外，图 8.2 可以被认为是许多建模者无论如何都得使用的迭代过程的形式体系化，而且，在计划的初始阶段，规划这些步骤总是有益的。

也值得推荐简单的物质平衡格式用于生物地球化学模型。物质平衡会表明为增大或降低浓度将有怎样的可能性，当然，这对环境管理是很关键的。点源污染一般比人为的非点源污染更容易控制，人为的非点源一般又可以比自然源控制得更好。表 8.1 给出了这三种类型污染源的例子。我们也可以区别出局部、区域和全球性的污染源。由于物质平衡指明了量，因此有可能推断出首先应该致力于哪些源。例如，非点源区域污染占优势时，先消除小的局部点源可能是没有用的，当然，除非这时区域决策或许有一些政治影响。

表 8.1 污染源的例子

污染源	例 子
点源	废水(N、P、BOD)，化石燃料的 SO ₂ ，工业的有毒物质排放
人为非点源	农用化肥，车辆的铅沉降，雨水中的污染物
自然非点源	自然森林的径流，起源于海洋的盐分在陆地上的沉降

图 8.3 显示了一个物质平衡模型。从该模型可以看到，铅的扩散污染是由汽油中的铅引起的。由于扩散的特性，铅的污染不能控制，而废水中的大部分铅可以用适当的处理方法去除，或甚至可回收。由于铅是有毒的，它在食物和水中是有害的。因此，可以理解许多国家禁止汽油中含铅，或至少大大降低可允许浓度。

已经谈到，建模者与决策者应该互相理解。让决策者从最初阶段参加模型建立以熟悉它的作用和缺点。这是值得推荐的。建模者与决策者一起用公式表示模型的目标和解释模型的结果，这也是很重要的。Holling(1978)已说明了这样的配合是怎样逐阶段

发展和进行的。这里不再介绍这一文献中所推荐的，但是，建模管理组开始工作之前，最好要熟悉 Holling 体验过的过程。然而，结论是清楚的：建模者和决策者应该在所有阶段一起工作，而建模者先把模型建立起来，然后让决策者用手头一小份有关模型的报告使用它，那是不明智的。

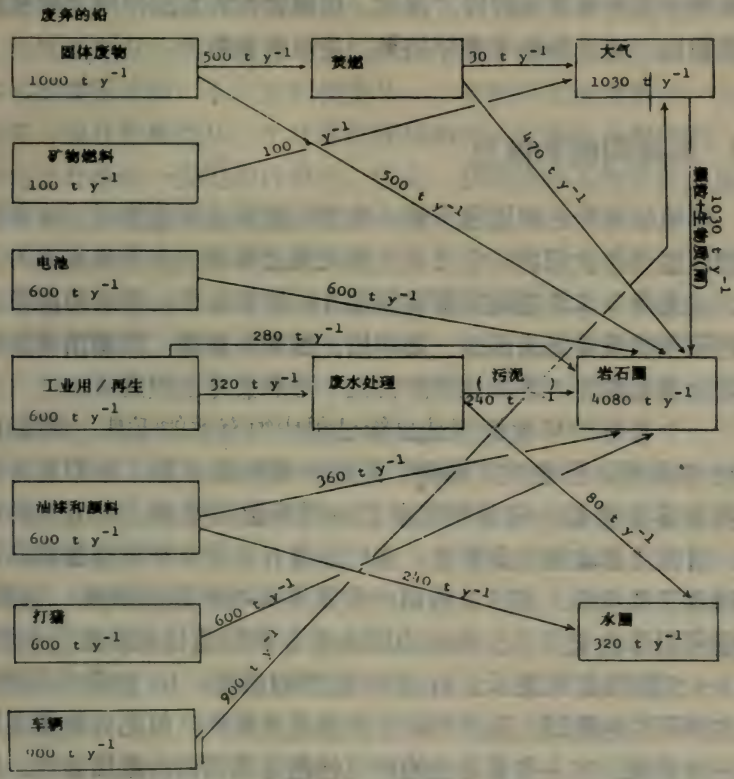


图 8.3 散失到环境中的铅扩散(Denmark 1969)。

可以用许多方式来促进决策者与建模者之间的交流，而建模者往往需这样做。如果按 Mejer (1983)所介绍的菜单系统建立模型，或许有可能在几小时内教会决策者如何使用模型，当然，这

会使他增强对模型及其结果的理解。如果应用如 Fedra (1983) 所介绍的迭代法, 这就有可能使决策者开阔可能决策的视野。通过使用各种图解方法, 给出使用各种管理对策时系统所发生情况的最佳可能决策, 能增强这种方法的效果。不论在任何情况下, 花时间把结果的图形说明介绍给决策者, 是值得推荐的。即使在所有阶段及时告知决策者有关模型计划的信息, 他几乎不会理解所有模型分量的背景和假设。因此, 用解说性的方法详细介绍包括主要假设、缺点和标准差等结果, 是很重要的。

8.2 环境问题和模型

环境建模的进展还很不够, 模型的结果还不能使用。决不应该把模型当作决策者, 宁可说它是决策过程中一个十分有用的工具。这意指应该清楚地并解说性地介绍建模结果, 并成为决策选择讨论中的重要组成部分。副作用、预测的解释、预测精确性所蕴涵的意义等等。是在这样的讨论中可能要考虑的要素。

一个很好的环境模型是决策过程中很有效的工具。最近 10~15 年期间, 已建立了范围广泛的环境问题模型。它们对决策者都有重要助益, 随着环境模型应用的迅速增加, 在不久的将来, 情况还会改善。很明显, 我们还没有对所有环境问题都取得相同水平的经验。表 7.2 给出一些重要环境问题的概观, 这里, 模型可用作决策工具。表中力图表明各种问题目前的建模水平。用 0~5 的尺度来表示: a) 今日模型的质量, b) 经验的深度, 或实例研究的数目。这样的评价自然是主观的, 但它会给读者这样一种感觉, 在一些最关键的环境问题方面我们的进展如何。应该注意, 在大规模问题的环境建模方面, 我们还需要更多的经验, 例如地区的气载污染物地区分布, 和海洋的水质。有关有毒物质分布与作用的知识和经验, 和包括物种显著性的生态系统稳定性方面的知识 & 经验一般都有限。有毒物质分布与作用的一些实例研究调查得很清楚, 但是, 考虑许多有毒物质时, 我们的

经验还是太少了。

环境管理模型的应用正在不断增加。在欧洲几个国家，在北美和日本，它们被广泛使用，但是，越来越多的国家正由环境机构着手于模型应用。通过“Ecological Modelling (生态建模)”杂志和国际生态建模学会 ISEM，有可能注视该领域的发展。该领域的这种“基本设施”促进了联系并加速了经验交流，因而加速了生态建模整个领域的发展。不久将需要一个模型库，使用者可以从那里获得有关现存模型、它们的使用和特征方面的信息。正如本书始终陈述的，不可能把模型从一个实例研究转移到另一实例研究，而且把模型从一个计算机转移到另一计算机是困难的，除非它正好是同一类型的计算机。但是，获得其他人在世界其他地方为类似情况建模的经验，往往有很大的益处。

这涉及到模型的普遍性问题。在几个实例研究中应用了少数几个模型，就给出这个重要问题的广泛经验。7.4.4 节中介绍的富营养化模型已被用于许多实例研究，包括在温带和热带区的湖泊、浅湖和深湖，甚至峡湾。这些实例研究所得到的经验是能说明问题的，但不一定代表模型的普遍性质。

表 7.14 和表 7.15 给出有关被调查的富营养化模型普遍性的一些印象。显然，在不同情况下，必须实行一些调整并必须应用不同的参数。另一方面，参数，至少是最敏感的参数，应与用地区效应来解释的有所不同。所需的修改不要使人们对模型的普遍适用性产生疑问，而是它们也可以被解释成不同生态系统的期望的与自然的差别。如果这种经验普遍有效，这意味着模型决不能普遍使用，当应用于其他生态系统时，进行修改是必不可少的。另一方面，具有其他类似生态系统的经验有明显的优越性，模型的主要部分或许也可以用在下一个实例研究中。这就要求建立灵活的模型，它们可以很容易地被修改或甚至可包含另外的描述。此外，还要包括一些过程，它们在个别实例研究中根据需要容易接入和断开。这样，有可能使模型的适用性更普遍，虽然选择正确的模型版本时，有必要考虑生态系统特征。这将导致为特殊环

境问题。例如，富营养化、缺氧、土壤中的 DDT 污染等等建立一般模型。各种修改将被用于每个生态系统。为特殊类型的生态系统建立一般模型将更困难，这是由于它的灵活结构，一般模型可以被修改来处理几种环境问题。每个环境问题涉及到不同的生态学过程。由于自然界的极端复杂性，这种方法必将导致太复杂的模型和不同问题的过多修改。似乎可以断定，一定的普遍性是在并将进一步在环境问题的水平上得到发展，而不是在生态系统的水平上。

8.3 管理实例

这里将介绍 3 个例子来说明生态模型在环境管理中的应用。用少数几面篇幅，为读者选择 3 个例子，以便读者得到不同方法的一个印象，从而证明可能性有着宽阔的范围。

第一个例子显示了预测的证实，这已被用作管理工具。模型已在 7.4.4 节中介绍过，是处理富营养化问题的。模型的普遍性已在 8.2 节中简单讨论过。预测的证实表明，模型给出了可接受的结果，但也揭示了藻类演替的描述可能会改善模型结果。这些问题将在 9.2 节中进一步讨论，9.3 节中介绍可能的解法。

这个例子说明了少数模型之一，其中首先提出预测，然后进行证实，这使结果在管理方面感兴趣。

第二个例子注重于娱乐区的人类环境负荷量（在 Tahoe 湖流域）。第一个模型涉及物质流，而第二个模型则注重于能流。该模型对解决人类环境负荷量评价问题并不理想，但是，它涉及到区域规划的一些基本概念。不过，该模型给出了可使用的结果并代表了综合区域规划的目前水平。

第三个例子处理森林演替的管理。它涉及一个种群模型，描述树木种在数目和大小方面的增长。换言之，它注重于自然资源的管理，这是环境管理建模的另一个重要领域。

因此，所选择的 3 个例子阐明了生态模型在环境管理中典型

的和不同的应用：污染排放的控制、区域规划和自然资源的管理。应用了3种不同类型的模型：生物地球化学模型、能流模型和种群动态模型。

所有3个模型都是相当复杂的。因些，不可能给出所有模型的所有细节，但是，给出了主要特征并讨论了管理结果。

8.3.1 根据管理模型，证实预测

已进行了磷的、氮的或磷和氮同时的去除效率的预测。一般认为，去除磷会使浮游植物浓度大大减少，而去除氮只有很小或没有效应。

图 8.4 和表 8.2 总结了两个实例研究的结果。

实例 A：处理过的废水含有 $0.4\text{mg 磷} / \text{l}$ 的浓度，相当于约 92% 去除效率，这应该用化学沉淀来达到。

实例 B：处理过的废水中含有 $0.1\text{mg 磷} / \text{l}$ 的浓度，相当于约 98% 去除效率，这需要化学沉淀与离子交换相结合。该实例或许相当于废水的改道。

从表 8.2 可以看到，根据预测，水质将得到显著改善。必然会选择实例 B，98% 的磷去除。

第三年，实例 B 使产量从 $1100\text{gC} / \text{m}^2 / \text{年}$ （表 8.2）减少到 $500\text{gC} / \text{m}^2 / \text{年}$ ，透明度从 20cm 的最低值增加到 60cm（表 8.2）。第九年，产量甚至会减少到 $320\text{gC} / \text{m}^2 / \text{年}$ ，这相当于中等营养湖。这是位于农业区浅湖的可接受的改善。该预测表明 98% 磷去除的显著效果，因此，可以推荐给环境当局。9 年后不再有进一步的改善（比较图 8.4 中最后 3 年）。

废水的改道也要考虑，但有下列不利条件：

1) 考虑到利息，折旧和运行费用，它比实例 B 花钱更多些；

2) 磷没有被除去，只是转移到下游 Susaa 河，这里还没考虑它的效应；

3) 在生物处理厂产生的污泥作为土壤调节剂的价值较小；因为磷浓度将比包括去除磷时产生的污泥的磷浓度低；

4) 淡水没有保留在湖泊中，如果储存在湖泊中，一旦需要，可以回收利用。目前，淡水在该地区不成问题，但是，预计在 20~40 年后可能会成问题。

尽管有这些论据，但由于社会偏爱传统方法，还是选择了把废水改道到 Susaa 河。1980 年建立了管道，1981 年 4 月开始运行，这使所介绍的预测得到证实。

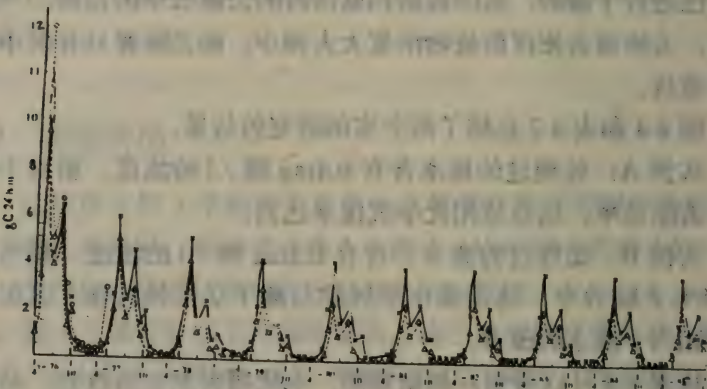


图8.4 在下述情况下的生产力 $gC/m^2/24$ 小时。(a) 没有从废水中去除磷（符号○）；(b) 0.4mg 磷 / l 的废水排放（×）；(c) 0.1mg 磷的废水排放（△）。所有数据都根据 7.4.4 节介绍的模型。

表 8.2 借助于模型，两种处理废水浓度情况下的预测

	第三年		第九年	
	实例 A	实例 B	实例 A	实例 B
$gC/m^2/年$	650	500*)	500	320*)
最小透明度	50	60	60	75

A: 0.4mgP / l; B: 0.1mgP / l

注：*) 如果证实的结果有效，该值的期望误差可以是3%，见表7.13中产量的R。

表 8.3 预测数据和实测数据的比较

	近似的预测 (实例 A, 磷减少 92%)	近似的实测 (磷减少 88%)
最小透明度		
第一年	20cm	20cm
最小透明度		
第二年	30cm	25cm
最小透明度		
第三年	45cm	50cm
	近似的预测 (实例 A, 磷减少 92%)	近似的实测 (磷减少 88%)
$\text{gC}/\text{m}^2/24\text{ 小时}$		
第一年最大值	9.5 ± 0.8	5.5 ± 0.5
$\text{gC}/\text{m}^2/24\text{ 小时}$		
第二年最大值		
(春季)	6.0 ± 0.5	11 ± 1.1
(夏季)	4.5 ± 0.4	3.5 ± 0.4
(秋季)	2.0 ± 0.2	1.5 ± 0.2
$\text{gC}/\text{m}^2/24\text{ 小时}$		
第三年最大值(春季)	5.0 ± 0.4	6.2 ± 0.6
	近似的预测 (实例 A, 磷减少 92%)	近似的实测 (磷减少 88%)
叶绿素(春季)		
最大值 mg/m^3	750 ± 112	800 ± 80
第一年		
叶绿素(春季)		
最大值 mg/m^3	520 ± 78	550 ± 55
第二年		
叶绿素(春季)		
最大值 mg/m^3	320 ± 48	380 ± 38
第三年		

表 8.4 预测的证实

	修正型 A	修正型 B
Y	0.79 ^{*)}	0.72 ^{*)}
SDPC	0.18	0.08

*) 考虑了浮游植物、可溶性与总营养物浓度。

正如 7.4.4 节中所表明的, 由于有限的深度和大小, 也由于可以预见的进入湖的营养物输入减少, Glumsoe 湖是这些研究的理想场所。有限的周转时间 (大约六个月) 使得在相对短的时间区间内 (几年) 可获得预测的证实。1981 年 4 月 1 日, 停止了直接向该湖泊输入废水。由于污水系统的容量仍然太小, 通过该湖泊的一条上游支流, 不时输入少量混合雨水与废水。因此, 磷的负荷没有减少 98%, 而只减少 88% (根据磷平衡确定)。这意味看预测实例 A 应该用于比较。负荷量减少后的第三年期间, 观测到显著的效应。表 8.3 比较了预测的一些最重要的数据。表 8.3 也包括了第三年中最初二个月期间得到的数据。表中 $\text{gC}/\text{m}^2/24$ 小时和叶绿素最大值 mg/m^3 的误差被表示为 \pm 。对预测值, 来自表 7.13 的结果 (产量 8% 与浮游植物浓度 15% 的值) 被用于确定误差。对测定值, 估计的误差是 10%。图 8.5 ~ 8.7 说明了预测值和实测值之间的比较。从表 8.3 看出, 第三年中最大春季产量以及浮游植物浓度的预测几乎是正确的, 但是, 浮游植物的最高浓度出现在 4 月 1 日左右, 而预测的是 5 月初 (图 8.7)。以前, 该湖泊是以栅列藻 (*Scenedesmus*) 占优势, 而现在是硅藻在三月和四月份占优势。硅藻的最适温度较低, 因此, 春季的水花比栅列藻早。这似乎解释了预测与测定之间在这方面的不符。如果有可能考虑物种组成的改变, 模型可能改善它的预测。Jørgensen (1981) 和 Jørgensen 与 Mejer (1981) 发表的结果表明, 通过引入浮游植物的最大生长率, 这是有可能的。浮游植物的最大生产率是可变的, 目前被确定为给出最高埃三极

(exergy)的值 (进一步的解释见这些文章和 9.3 节)。这种类型的模型名为灵活结构模型。然而, 因为硅藻吸收二氧化硅, 把硅循环引入模型可能也是必要的。除了第二年的春季产量, 其他产量和叶绿素值的预测很好 (表 8.3)。对最小透明度的预测是可接受的, 由于差别只有 5cm 或更小 (表 8.3)。

图 8.5 和图 8.6, 营养物浓度的一般趋势, 给出了预测值与实测值之间良好的吻合, 虽然磷浓度的变动预测得不好。

——使用 Y (见 7.4.4 节) 来证实预测, 预测的和实测的浮游植物浓度最大值的平均标准差记为 SDPC。结果显示在表 8.4 中, 模型修正型 A 用到 1979 年, 模型修正型 B 包括 1979~83 年引入的改进 (修正型 A 和 B 的细节, 见 7.4.4 节)。

与未改变负荷 (浓度) 情况下证实的 31% 相比, Y 值是 72% 和 79%。模型值和实测值之间标准差增大是由于上述藻类组成的改变。浮游植物浓度最大值预测的误差是 8% (表 8.4, 修正型 B), 这是可接受的。

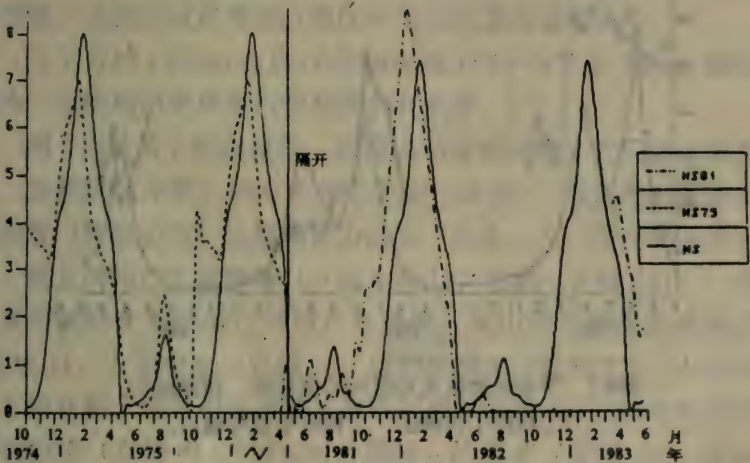


图 8.5 预测证实。

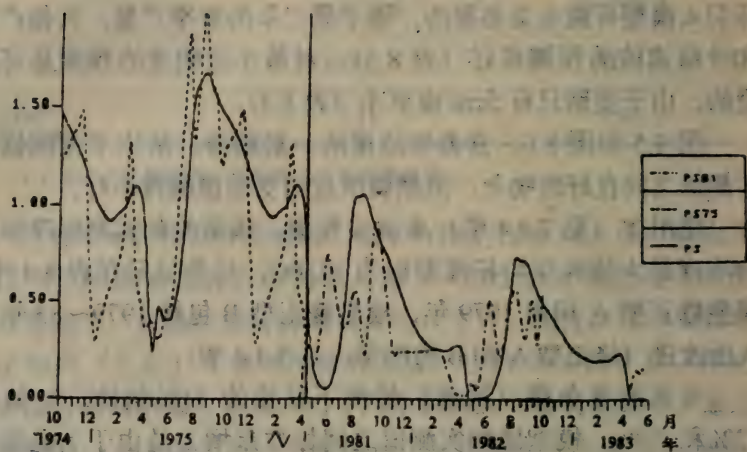


图 8.6 预测证实。

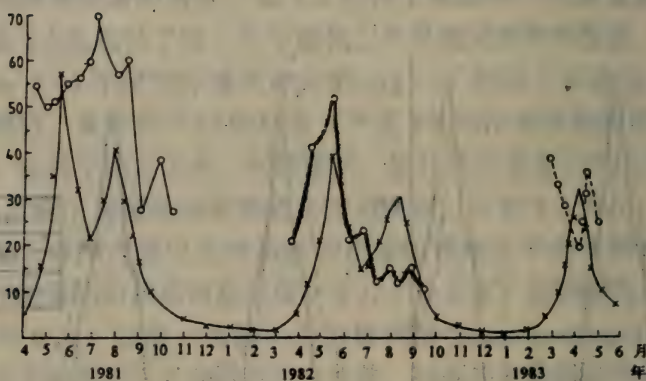


图8.7 浮游植物浓度对时间的坐标图。预测证实。

○相应于实测值，×相应于模型输出。

8.3.2 评价一个娱乐区人类环境负荷量的模型

环境负荷量起源于种群生态学，它定义为一个地区长时间内

可以由可利用资源维持的种群水平。Gilliland(1983)把这个概念延伸包括人类。6.2 节中已提到了这个概念在种群动力学中的应用。估计人类环境负荷量的 3 种方法可以在文献中找到, 见 Gilliland(1983)。她使用了“生态-城市系统”方法。这种方法把人、城市发展和环境看作是同一系统的组成部分。

要建立一个概念模型, 着重考虑人与环境之间的相互作用和因果联系。模型概念化后, 把系统的历史特征定量化。在新的和有用的政策水平上, 把现有的数据和信息综合到地区的功能图上, 对某一历史时期, 给每一联接指定一个数值。

根据对如下一些问题的回答来定义环境值: 社会希望所研究地区在长时期内的空气、水和陆生环境是怎样的? 根据环境的结局, 可以定量地或定性地表达这些数值。

选择了使阈值和实际值相联系的模型。模型分量可能是复杂的环境模型, 简单的数学函数或系数, 或者是描述所了解关系的定性陈述。

最后, 可以通过模型来定义环境阈值, 以便保留早先指定的环境值。这些阈值成为建立地区环境负荷量的规划标准。

以下介绍 Gilliland(1983)为加利福尼亚-内华达 Tahoe 流域的一个实例研究所提出模型的所有步骤。

图 8.8 显示了概念模型。圆圈表示强制函数。它们被分成两组: 自然的 (左面) 和与人类有关的 (右面)。与人类有关的强制函数 (控制函数) 包括出售的商品、能量、人、美元和运输系统。能量消耗产生排放物 (直线 4 和 11) 和热 (直线 13)。一些排放物被陆生系统滤过并储存在那里, 或出现为到湖泊的径流 (直线 5)。人消费水 (直线 7), 这产生废水 (直线 12), 人类活动占用自然土地并把它转变为城市用地 (直线 14)。土地的转变影响径流 (直线 6) 并增加对外部输入的要求 (直线 10)。居住人口和来访者使用湖泊资源 (直线 15) 和陆地资源 (直线 16)。来访者最终离开流域 (直线 17)。美元进入有人的系统 (直线

系统模型

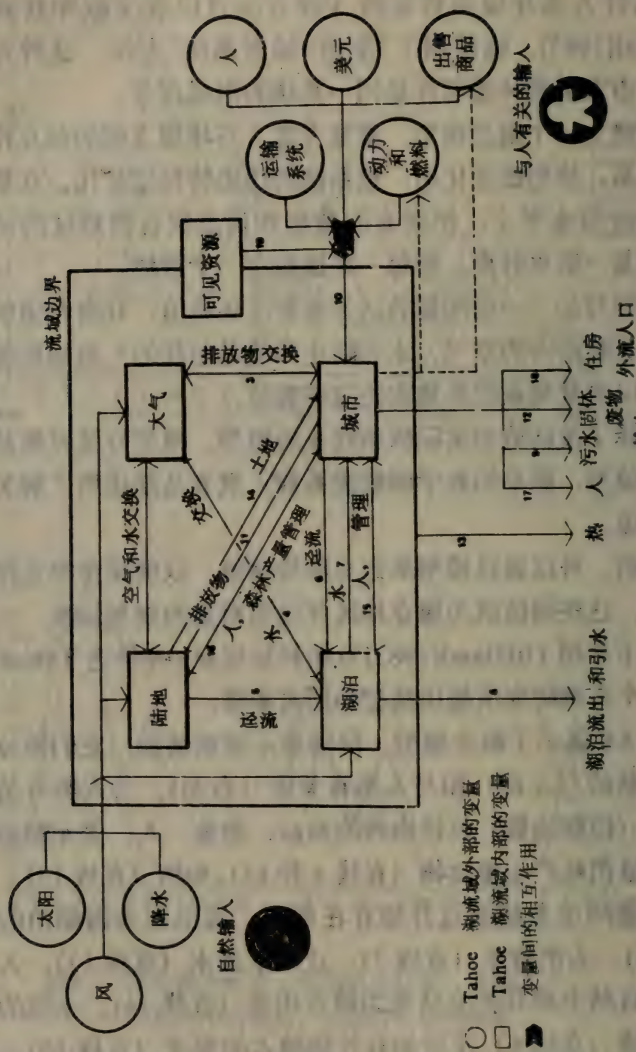


图 8.8 Tahoe 湖流域的系统模型。

10)。还有一些过程显示在概念图上,但简单地说,可以这样阐述,流域内4个主要的子系统相互作用,使得一个子系统内的变化会影响所有其他的子系统。

表 8.5~8.8 总结了系统输入和内部流动的历史特征。

表 8.5 与人有关的输入中的变化总结 (1970~1978)

输 入	1970	1978	变化百分率
人口(数字)			
居民	33,600	73,200	118
旅游者	46,600	87,900	89
总计	80,200	161,100	101
货币(百万美元, 以 1975 年计值)			
联邦政府	21	39	88
州政府	7	14	100
私人	55	148	169
来访者	287	484	69
总计	370	685	85
商业和服务(百万美元, 以 1975 年计值)	120	280	133
能量			
电力传送量(千伏)	420	720	71
需电高峰(兆瓦)	82.5	125.2	52
电力消耗(千兆瓦/小时)	363.7	574.2	58
天然气消耗(百万立方米/年)	38.6	105.7	174
外部运输			
在入口公路上的交通 (平均每天交通)	25,620	46,150	80
商业航空旅客 (每年的数目)	123,426	589,103	377

表 8.6 在 Tahoe 的城市分量中的增长 (1970~1978)

分 量	1970	1978	变化百分率
娱乐-访问(百万访问者 / 天)			
运动和娱乐	4.6	10.4	126
野外	5.3	5.8	9
其他	1.9	6.1	221
总计	11.8	22.8	93
娱乐-设施			
运动和娱乐-设施 (运动和设施的数目)	4,164	8,220	97
野外-设施 (露营地的数目)	1,774	2,080	17
住房(住宅单位的数目)	20,263	36,043	78
职业	18,420	38,060	107
运输			
每天的交通: 州级公路	29,000	55,000	90
公用事业			
用水(十亿升/年)	17.3	21.1	22
污水排放(百万升/平均每天)	23.6	32.5	37
产生的固体废物(千立方米/年)	118.0	179.0	51
城市土地利用(公顷)	6,435	11,453	78

表 8.7 影响 Tahoe 湖的变量的变化

变 量	1970	1978	变化百分率
水径流(十亿升/年)	495.4	501.9	1
沉积物负荷(1000 公斤/年)	53,370	70,330	31
径流中的营养物(公斤/年)			
氮	132,500	156,600	18
磷	69,800	86,000	23
生物量(毫克/升鲜重) ^a	90	225	150
初级生产力(克碳/平方米/年)	50.2	80.5	50
透明度(赛克盘深度, 米)	29.982	5.95	-6 至 -13 ^b

a 这些数据代表 1969 年和 1975 年。

b 1970 年与 1978 年的年平均值表明透明度下降 13%; 1968~1971 年的 4 年平均与 1975~1978 年的 4 年平均相比, 透明度下降 6%。

表 8.8 Tahoe 湖流域的野生生物和生境减少 (1970—1978)

公顷			
生境	1979 年	1978 年	减少百分率
森林	66,482	60,133	7
灌木	5,728	5,499	4
河流环境区			
河岸	527	469	11
草甸	1,815	1,514	17
沼泽	280	192	31

表 8.9 Tahoe 湖流域的环境值定义和环境阈值的形成

空气	水	陆地
(价)值		
1. CO 浓度 8 小时: 6ppm 1 小时: 25ppm	1. 保护Tahoe湖的特殊 的和极好的娱乐与生 态学特征, 通过	1. 保护受威胁的、濒 危、稀少和敏感的 动植物种类。为了 它们的不可取代性 和科学价值。
2. 臭氧浓度 1 小时: 0.10ppm	a. 现存的联邦和州的 数字与叙述标准	
3. 非降解污染物与可 见度的评价标准	b. 保护Tahoe湖与它 的支流中的自然鱼 类资源; 为娱乐提 供钓鱼场; 保护在 公共水体中鱼类的 公有权。	2. 保护湿地, 包括河 岸、草甸、沼泽、 滩地和湖岸线, 为 了它们的营养物与 沉积物过滤价值, 很高价值的野生生物 生境和其他生物学、 美学与娱乐利益。
阈值		
建立有关限制:	建立有关限制:	建立有关限制:
1. CO 排放, 克 / 英 里 / 小时	1. 沉积物、氮、磷和铁 的负荷率, 吨 / 年	1. 被占据生境方面的 发展, 公顷; 邻近 生境方面的使用。
2. HC 和 NO _x 排放, 克 / 天	2. 鱼类产卵区的干 扰; 河流流量需 求, 升 / 秒; 和河 流沉积物含量, 毫 克 / 升。	2. 在湿地和邻近湿地 方面的发展, 公 顷。

表 8.10 环境负荷量模型的语言描述

系统输入和变量	内部模型		微分方程
与人有关的输入	结合有关信息:	来确定:	
J ₁ 削减美元	A. 人类活动 (J ₃),	城市土地(Q ₂)量	$Q_1 = K_1 Q_2 J_1$
J ₂ 城市发展美元	发展美元 (J ₂),	的增加	$-K_2 Q_1 J_2 J_3$
J ₃ 人	和自然土地(Q ₁)		$Q_2 = K_2 Q_1 J_1 J_3$
自然输入	B. 削减经费 (J ₁),	自然土地(Q ₁)量	$-K_1 Q_2 J_1$
J ₄ 降水	城市土地发展	的增加	
J ₅ 气象条件	(Q ₂)		$Q_3 = Q_1 Q_2 J_4 [C][D]$
状态变量	C. 土地发展(Q ₁	径流的质与量	$-K_3 Q_3$
Q ₁ 自然土地的	和Q ₂)和降水		$Q_4 = Q_1 Q_2 J_3 [E]$
量和位置	的质与量(J ₄)		$Q_5 = Q_2 J_2 J_5 [F][G]$
Q ₂ 城市土地的	D. 径流的质与量,	Tahoe 湖的水质	$-K_4 Q_5 J_5 [W]$
量、类型和	降水的质与量	(Q ₃)	
位置	(J ₄)和Tahoe湖		
Q ₃ Tahoe 湖	的水文/生物		
Q ₄ 陆地环境质	学/化学特征		
量	(Q ₃)		
Q ₅ 空气质量	E. 土地发展(Q ₁	野生生物种群	
	和Q ₂)和人类	和湿地特征(Q ₄)	
	活动(J ₃)		
	F. 城市土地发	排放率 (迁移模	
	展(Q ₂)和人类	型)	
	活动(J ₃)		
	G. 排放率和气象	空气质量(Q ₅)	
	条件(J ₅)	(空气扩散模型)	
	H. 气象条件(J ₅)	空气污染物和输	
	和空气质量	出(气团稳定性	
	(Q ₅)	度量)	

1980年9月的专题讨论会上提出了环境值的初步目录表，讨论会包括了各界人士和感兴趣的团体。表8.9列出了其中一些值。其中一些值是定量的，另一些不是。因此，使值与阈值相联系的模型有定量的，也有定性的，取决于关系。对空气质量来说，有已被事实很好地证明了的模型，如把CO排放物与空气中CO浓度联系的模型，把碳氢化合物和二氧化氮排放物与臭氧浓度联系的模型。在使用水质和陆生环境模型的情况下，模型把沉积物、氮、磷和铁负荷之间的关系松散地定量化到湖泊的水质，松散地定量化为效果与物种种群和生境损失之间的关系。

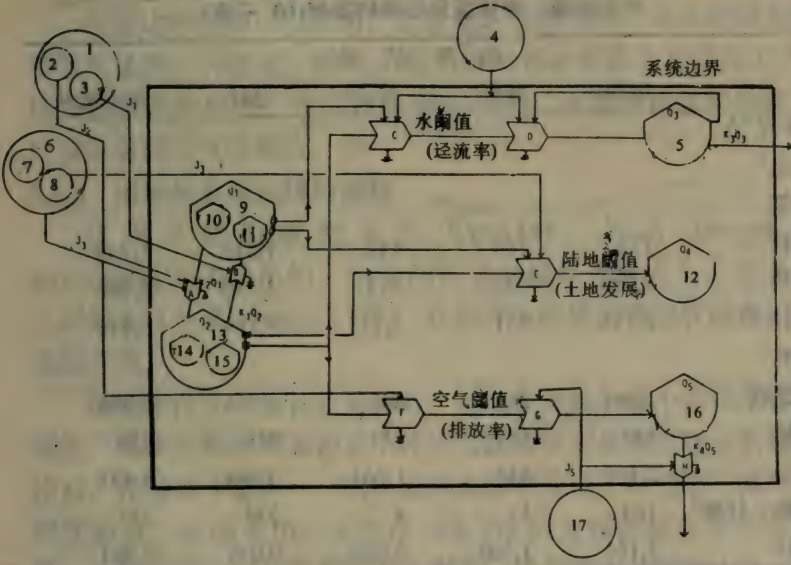


图8.9 Tahoe流域的阈值-环境负荷量模型(表8.10中描述了相互作用)。

- 1-美元 2-建设 3-削减 4-降水的质和量
- 5-Tahoe 湖初级生产力透明度 6-人 7-新居民
- 8-访问者 9-自然土地 10-森林 11-湿地
- 12-陆生珍稀濒危物种湿地 13-城市土地 14-类型
- 15-位置 16-空气质量 CO 臭氧能见度 17-气象

图 8.9 给出了在三个环境子系统的阈值与检验另一些环境负荷量的阈值之间相容性的模型。环境值是状态变量： Q_3 、 Q_4 和 Q_5 。联系这些状态变量的模型是用箭头形状的符号和从 A 到 E 的字母表示的。在某种程度上，存在这些模型的数学公式。阈值是用连接土地使用与环境值的直线代表。环境负荷量表为 Tahoe 湖流域林地和湿地(Q_1)中土地开发的量、类型和位置。表 8.10 定义所有的变量，描述模型的函数并提供模拟模型所需的微分方程。环境负荷量成为一个区域可以容纳的最高人口和相关的城市活动，而不超过环境的阈值限或削减的费用约束。

表 8.11 1978 年消耗于维持 Tahoe 湖流域城市活动的与人类有关的内在能量，根据娱乐活动的类型(10^9 千卡)

	娱乐活动				整个流域
	运动	野外	其他 ^a	总计	
“体现”在					
商品 ^b					
建筑					
材料	773	104	642	1,519	1,730
零售	1,980	727	883	3,590	3,686
小计	2,753	831	1,525	5,109	5,416
燃料 ^c					
建筑物	1,664	261	840	2,765	3,074
运输	524	184	221	929	959
小计	2,188	445	1,061	3,694	4,033
食物/纤维 ^d	160	33	4	235	252
总计	5,101	1,309	2,629	9,039	9,701

- 注：a. 其他娱乐包括第二住宅、旅馆/汽车游客旅馆，一般休息与休养。
 b. 代表消耗于制造这些商品的燃料。
 c. 按燃料形式的热值来计值，电以 2645.8 千卡/千瓦小时转换为热当量。
 d. 食物按 3000 千卡/人/天，纸张按 1.6 百万千卡/居民/年来计值。

这种方法的有限性隐含在阈值限和环境负荷量中，因为它们只适用于某种发展、人类活动和目前技术与政策的一定组合。Odum(1976)提出了使用能量单位作为测定环境负荷量的公共单位。Gilliland 的输入转换成能量单位显示在表 8.11 中。她提出使用（作为一个例子） 7.0×10^{12} 千卡/年作为输入限值。根据这种方法，有可能很容易地检验改革抉择。比较娱乐时间分布的影响也是令人感兴趣的。例如，一访问者天的运动将需要 490, 480 千卡/年的内在能量支持，而一访问者一天的野外娱乐只需要 225, 690 千卡/年。使用能量单位表达环境负荷量使得有可能考虑技术上的变化，它能改变能量效率。

根据这种经验可以推断，能量是易于使用的，并可解释为环境负荷量的一种度量。此外，模型对规划者来说是有用的工具，用以检验各种抉择。在 Tahoe 湖实例中，环境负荷量似乎接近目前的负荷或可能稍低一些。

8.3.3 湿地林管理抉择的模拟

这里介绍的模型名为 SWAMP，是由 Phipps 和 Applegate(1983)提出的。它试图描述湿地林中树木与水文条件之间的相互关系(Phipps, 1979)，并能够为森林演替的管理模拟可能的方案。

模型中树木的生长是受拥挤、越顶和有机土壤中水位深度控制的。新生个体的增加和老个体的去除被认为是部分地由机遇所控制，在模型中是用一个随机数发生器来处理。模型由一系列子程序组成，见图 4.10。子程序 GROW 确定每颗树每年的生长量，它被计算为胸高断面积的年增量。模型输出是树的大小，用每个大小级的断面积来表示，并表示为个体树的断面直径(dbh)。

如果树木高度生长的年增量和树木的环境条件，包括与拥挤和遮荫有关的环境条件保持不变，这种增长形式导致断面积的常数增长(Phipps, 1967)。假设主茎的三维生长按抛物面形状。

基本生长率 B 是用下式根据年轮宽度计算的：

$$B = \frac{1}{n} (r_t^2 - r_{t-n}^2) \quad (8.1)$$

其中, r_t 是在 t 年形成的年轮外侧的半径, r_{t-n} 是在 n 年以前形成的年轮内侧的半径。

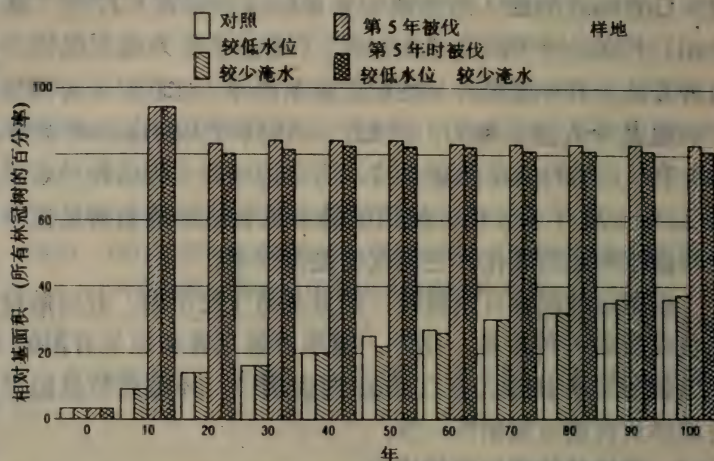


图8.10 按不同管理处理所模拟的每隔10年时间红槭(*Acerrubrum*)的相对基面积图。模拟是 Dismaltown 样地的。

把基本生长率乘 π , 得到平均年断面积(BA):

$$BA = \pi B \quad (8.2)$$

每棵树的基本生长率每年用拥挤、越顶和水位的深度所选成的效应来修改。修改的生长率 G 再与水位因子 H 相乘。因此, 在 t 年时的断面积的计算是:

$$BA_t = \pi G_t \cdot H_t \quad (8.3)$$

G 根据子程序 CROWD 找出, H 根据子程序 WATER 找出。子程序 CROWD 说明拥挤和越顶对生长率的影响。

表 8.12 根据大小级的断面直径限度和立木蓄积常数

大小级	断面直径 $dbh(cm)$	立木蓄积常数 $S (cm^2)$
小树	3~10	780
亚林冠	10~20	4,700
林冠	>20	12,500

它计算每一层的实际立木蓄积 S ，把这些值与立木蓄积常数 S (表 8.12)比较，每一乔木层的拥挤因子 C 是这样确定的：

$$\text{如果 } s \geq S, \text{ 则 } C = \left(\frac{S}{s}\right)^2 \quad (8.4)$$

$$\text{如果 } s < S, \text{ 则 } C = 2 - \left(\frac{s}{S}\right)^2 \quad (8.5)$$

拥挤因子 C 从理论上讲可以取 0 至 2 之间的任何值，当林木比较稀疏时，值较大，拥挤时就较小。这与遮荫较严重的下木层以递减率生长的假设相一致，把任何一层的拥挤因子与较高各层的各因子相乘来调整拥挤因子。调整的拥挤因子 M 用来说明拥挤和遮荫两者：

$$\text{小树层: } M_1 = C_1 \times C_2 \times C_3 \quad (8.6)$$

$$\text{亚林冠层: } M_2 = C_2 \times C_3 \quad (8.7)$$

$$\text{林冠层: } M_3 = C_3 \quad (8.8)$$

提出这样一个假设，林木的立木蓄积越大，枝叶就越密，因此遮荫越密。当实际的林木立木蓄积超过所有 3 层的立木蓄积常数的总和时，进行耐阴性的调整。这样计算生长率 G ，使得当 $(s_1+s_2+s_3) < (S_1+S_2+S_3)$ 时，

$$G = MB \quad (8.9)$$

子程序 WATER 处理生长率与水位深度之间的关系：

$$H = 1 - 0.05(D - W)^2 \quad (8.10)$$

其中， H 是水位影响的生长乘数， D = 实际水位深度， W 是一定物种的最适深度，见表 8.13。

表 8.13 水位深度的生长调节例子

	生长因子(H)		
	最适深度(w)	深度(T) = 1m	深度(T) = 2.5m
物种 A	0.5m	0.9875	0.8000
物种 B	2.5m	0.8875	1.0000

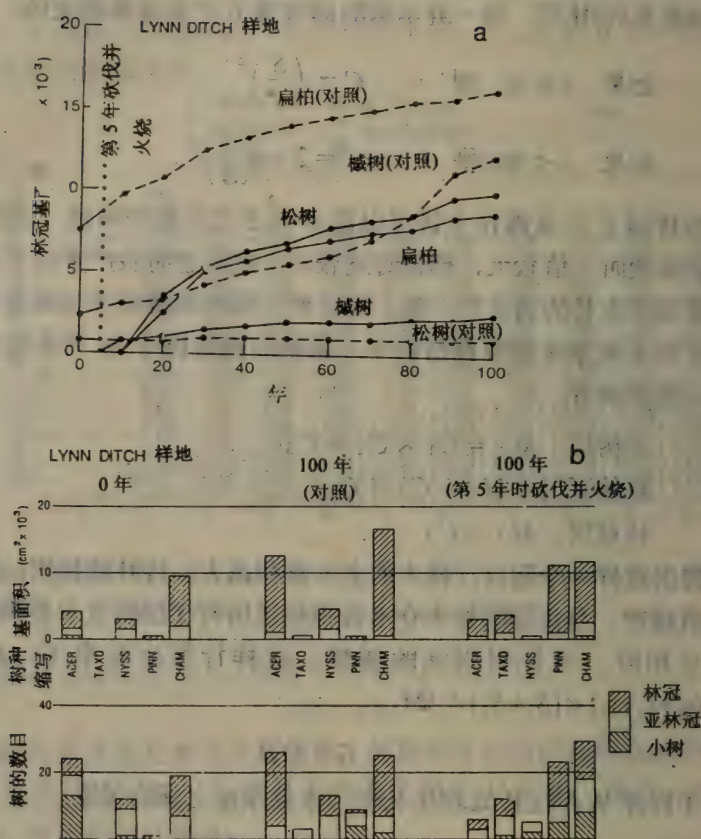


图8.11 在Lynn Ditch样地收获上层林木和火烧下层林木产生的模拟。对照模拟，包括比较，是没有砍伐或火烧。a) 林冠层中较重要种的每隔10年时间基面积数据的图。b) 根据在0年和100年时的植被水平，每个种的基面积和密度（个体的数目）图。基面积值的精度是 $0.5\text{cm}^2 \times 10^3$ 。下层林木的数据没有包括木兰(Magnolia)和冬青(Ilex)。

子程序 BIRTH 通过模拟自然森林更新，把新的个体加到样

地。这个子模型的有关细节见 phipps(1979)和 Bedinger(1971)。该子模型使用 3cmdbh 作为进入模型的树木大小的最小值。子模型 PLANT 提供了一种把种植的树加到样地的模拟手段。它包括种植的年份到它长得足以进入计算的年份之间的时差。

子程序 KILL 和 CUT 提供了从样地移去树木的手段。没有假设只有年龄使树木死亡。不过, 生长率小于特定最低值时, 树木不能生存的概率应该大大增加。一颗树基部高度的形成层活动定义为基面积相对于形成层平均周长的年增长(Duff 和 Nolan, 1857)。第 n 年轮的形成层活动 CA 可以这样找出:

$$CA_w = \pi(r_n^2 - r_{n-1}^2) / \pi(r_n + r_{n+1}) = r_n - r_{n-1} \quad (8.11)$$

$r_n - r_{n-1}$ 是第 n 轮的宽度, 年轮宽可以考虑为 CA 的直接测度。

如果 CA_w 小于 0.1mm/年, 程序产生 1 至 100 之间的一个随机数, 如果这个数在 1 至 369 之间, 那么 KILL 子程序去除该树。子程序 CUT 只是提供一种手段, 程序操作员用以可模拟伐木。

所介绍的模型已用于管理湿地林。产生的问题是这样的: 各种树木和树种是怎样受各种对策和水位影响的。通过模拟发现, 物种组成是显著受所选对策影响的。图 8.10 和图 8.11 中显示的一些结果说明了这个陈述。

(张利权译 陆健健校)

9. 生态系统的特征和模型

生态系统的模型力图抓住生态系统的特征。然而，生态系统与大多数其他系统不同，区别在于它们是自适的，并具有众多的反馈机制，能够调节主要强制函数的结果。这一章涉及为这些生态系统特征建立模型的可能性。本书前面章节中所介绍的模型只是在有限程度上考虑了生态系统的这些特征，但是，最新的建模方法试图包括它们。

本章的前面二节介绍生态系统的特征，而后面二节讨论把它们包括进建模中去的两种可用方法。这两种方法应用了目标函数和灾变理论。它们是有用的，但也有缺点。希望更新更好的方法会在不久的将来出现，并希望目前方法的改进会增强它们的适用性。

9.1 生态系统的特征

模型是建立在所考虑生态系统的调查的基础上的，因此，模型将反映研究期间生态系统的过程 and 结构。通过模型的使用，试图了解系统的反应，包括对外部因子变化（强制函数）的反应。

然而，生态系统在所有水平上都有几种反馈机制，从而力图以最小的内部功能可能变化来应付外部因子的变化。细胞中有许多生物化学和生理学的反馈机制，这些反馈机制维持细胞的功能，因而维持物种的反应。

生态系统维持其不依赖于外部因子变化或波动的功能的能力要用不同的稳定性标准来表达。在生态学文献中可以发现这样的稳定性标准，如持久性、抗性、复原力和生态缓冲能力（最后这个概念，也可见 2.9 节）。所有这些标准都力图抓住生态系统的

能力，使之成为软的，而不是刚性的，在需要维持它的功能时，能够适应新的情况。

这些稳定性的性质产生于许多调节机制和反馈机制。它们是以等级体系组织的。它们具有递增的调节作用（见表 9.1）。

表 9.1 中首先提到的两种机制被考虑在大多数生态模型中。后两种机制，即适应，已在一些生态模型中被考虑。例如，光合作用对光的适应可以用下式中 Michaelis-Menten 常数的现行变化来考虑。

$$\text{PHOT} = \mu \frac{I}{K_r + I} \quad (9.1)$$

其中，PHOT 是光合作用率， μ 是生长率系数， I 是辐照度和 K_r 是 Michaelis-Menten 常数。

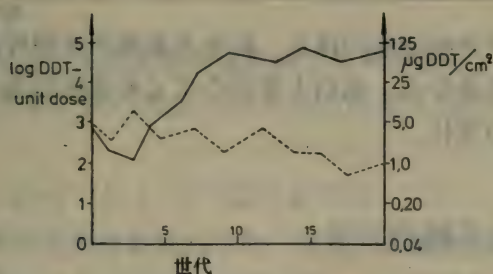


图9.1 果蝇种群的DDT抗性变化，受到高的(—)和低的(……)抗性方向性选择影响左面的标尺=耐受剂量的对数。右面的标尺=实际剂量，可以在标准暴露时间中杀死种群样品的一半。

K_r 是按照前几天的辐射性能而变化的。果蝇种群的 DDT 抗性变化（见图 9.1），如同其他类似的适应，可以这样来考虑，用一个分布函数描述第一代的抗性，这将表明哪些有机体会存活和它们将把什么抗性传递到下一代，等等。

在模型中有限地使用适应过程在某种程度上使所有生态模型

成“灰色”。许多生物学工作者可能利用这个借口不使用模型，但是，现今的模型可以考虑最重要的适应过程（当然不是所有的），这种借口不再成立。

最后三种机制是对外部因子变化的可能反应，但是，它们也可被看作是整个生态系统一个较一般的、长期的进化发展结果。

表 9.1 调节机制和反馈机制的等级体系

-
1. 率的调节，如藻类对营养物吸收。
 2. 率的反馈调节，如由于藻类的营养物浓度高，吸收率会下降。
 3. 过程率的适应，如通过改变营养物吸收率对温度的依赖性。
 4. 物种对新的条件的适应，例如昆虫对 DDT 的适应。
 5. 种类组成的改变。更适应于新的条件的物种会占优势。
 6. 种类组成的更显著改变引起生态系统结构的改变。
 7. 可供选择的基因库的变化。
-

本章中所探讨的问题是：把生态系统的这些性质引入模型中去的可能性是什么。我们主要关心广义的适应以及种类组成和食物网结构的变化。

9.2 生态系统动力学

这一节试图给出 9.1 节中所介绍的生态系统性质，着重于系统介绍。Straskraba(1980)用四阶系统动力学：

1) 第一阶动力学

生态系统模型通常被表达为具有固定参数的时变常微分方程组。矩阵记法是：

$$S = f(S_i, S_o, \bar{p}, \bar{z}, t) \quad (9.2)$$

其中

$$S_i = \varepsilon S$$

$$x_{i,j} = \epsilon S_i$$

$$x_{i,j} = \sum r_{i,j,k}$$

$$r_{i,j,k} = f(S, p, \bar{z}, t)$$

$$x_{ij} = \text{营养级}$$

$$x_{ij} = \text{物种}$$

$$r_{i,j,k} = \text{子过程}$$

$$p = \text{参数}$$

$$z = \text{驱动变量}$$

方程(9.2)所代表的动力学特征为：系统是非适应性的，它有固定的参数和固定结构。系统的轨迹完全由系统的状态确定，已知在时刻 $t=0$ 时它的状态 S_0 ，固定参数 p 和时间 t 的向量。这包括至今最拟态的生态系统模型。

2) 第二阶动力学

在这种情况下，系统参数向量取决于控制向量 u ，控制向量或者代表外部变量，状态变量，或其他的控制变量。矩阵记法是：

$$S = f(S_1 S_0, \bar{p}(\bar{u}), \bar{u}, \bar{z}, t) \quad (9.3)$$

方程(9.3)所描述的系统结构保持不变，但是，函数按照参数的适应而变化。它在三个不同的组织水平上为包含自我适应开拓可能性：

- 过程的水平，
- 物种的个体或种群的水平，
- 分室的水平。

在所有情况下，一般的数值实现将通过适应参数，虽然，适应的性质和它的描述当然会不同。一个例子是由于叶绿素含量变化而引起光合作用的光适应，或由于环境温度格局变化而引起的最适温度和最高温度的改变(Groden, 1977 和 Fedra, 1979)。值得注意的是，这种类型的适应伴随着系统内部组织方面的增加

(Jørgensen 和 Mejer, 1979), (见 2.9 节), 用埃三极或负熵来测定, 它们用下式联系:

$$Ex = T (S^{eq} - S) \quad (9.4)$$

其中, S^{eq} 是在与环境热力学平衡时的熵。换言之, 有可能把埃三极用作目标函数来描述这种自适应, Jørgensen 和 Mejer (1981a)就是这样做的。

3) 第三阶动力学

在这种情况下, 系统的结构取决于它的状态:

$$S = f(S(\bar{u}), S_0, \bar{p}, \bar{u}, \bar{z}, t) \quad (9.5)$$

这种描述意指元素之间的某些关系将不予考虑, 而其他的按照控制信息的信号插入。因此, 一些元素消失, 而以前没有引入的其他元素成为主要的。这样的系统称为自组织系统或可变结构系统。

在生态系统中, 结构上的这种变化被观察成不同情况下在同营养级上存在的不同物种。数值实现可以有两种方法:

a) 使用参数的适应,

b) 使用具有可变结构的模型。

在生态系统建模中使用突变理论, 代表了后一类的模型, 见 9.4 节。在这种情况下, 模型的数学分析揭示, 对控制变量的某些值, 可能有两种状态。从一种状态转换到另一种状态取决于以前的状态, 这意指模型显示滞后作用。这只是方程组的纯数学推论。

Radtke 和 Straskraba (1980)使用了所提到的应用参数适应的第一种方法, Jørgensen 和 Mejer (1981a)和 Jørgensen (1982)也说明了这种方法, 见 9.3 节。

4) 第四阶动力学

在这种情况下, 系统的控制将取决于系统状态。可以把系统

的这一动态称为进化。矩阵记法是：

$$S = f(S(\bar{u}), S_0, \bar{p}(\bar{u}), \bar{u}(S), \bar{z}, t) \quad (9.6)$$

目标函数或对策和控制性能按照系统的状态改变。在生态系统中，这是由遗传库变化引起的。

9.3 具有目标函数的生态模型

第四阶动力学，系统的遗传库变化，不需要包括在短期的模型中。不过，对模型的使用来说，建立能够模拟种类组成变化的预测是关键的，见 8.3.2 节。

Straskraba (1979) 使用生物量的极大化作为控制原则。模型现行地计算生物量并调整一个或多个选择的参数，以给出每种情况下的最大生物量。模型有个程序，它计算在一定现实范围内参数所有可能组合的生物量。给出最大生物量的参数组合被选用于下一个时间步，等等。

Jørgensen 和 Mejer (1977, 1979, 1981) 建议使用热力学函数埃三极作为目标函数。他们证明生态系统对外部因子的变化起反应是通过改变结构或组成，使得系统变得有更好的缓冲能力以应付这样的变化。他们引进一个称为生态缓冲能力 β 的新概念，其定义见 2.9 节。

按照这个定义，对所有可能的强制函数和所有可能的状态变量的所有组合来说，存在无穷数的缓冲能力，但是，埃三极 Ex 与缓冲能力有下列关系：

$$Ex = \sum_{i=1}^{i=n} \beta_i k_i \quad (9.7)$$

因此，可以如下系统地阐述所引进的原理：外部因子的变化将为生态系统创造新的条件，系统通过改变结构或组成来应付新的条件，使得在新情况下埃三极达到最大。埃三极将测定生态系统对由外部因子改变而引起的系统缓冲变化的能力。热力学上，埃三

极测定系统的组织或序。图 9.2 说明了这样的模型概念(取自 Jørgensen 和 Mejer, 1981a)。

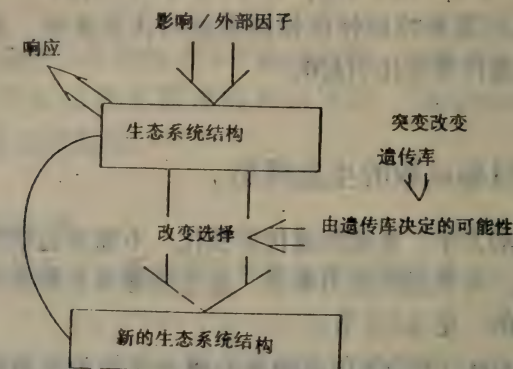


图 9.2 有关生态学理论的原理。

这些企图改善模型的努力的最终结果往往是一个模型，它比最初提出的模型给出更好的证实结果。

生态系统改变结构的可能性取决于遗传库，如图 9.2 所示。今日地球上多种多样的物种适应于几乎所有的自然条件，这意指在所有生态位中，都会有物种贡献给生态圈的总埃三极。进化的热力学说，生态系统向最大生物量进化。容易证明，向埃三极大值发展（或进化）的假说包括了 this 原理。这意指生态系统对新的外部条件的响应是与生态系统进化有联系的。生态系统必须以这样的方式改变结构来对付干扰，使得生态缓冲能力（即对付干扰的能力）会增大，并且对应于较高的埃三极水平。外部因子的这种不断的变化当然也会改变对物种的选择压力。

然而，选择不仅对适者生存有用，而且对生态系统主要的组成的结构也有用。组成方面相对迅速的变化是由外部因子的变更引起的，这又再修正选择压力。不过，遗传物质库同时在缓慢增长并被修改。这为组合新的选择压力和应付这种压力的可能性开辟了途径。许多突变不会更好地适应不断变化着的外部因子，但是总会有这样的概率，某些较好地适应一定时间内有效的一组外

部因子的突变会出现。

——由于生态系统中一切都是相互联系的，物种的进化必须与生态组成和结构的选择结合起来起作用。从这个讨论看出，向较高的埃三极发展或进化的原理能够解释生态系统怎样对干扰以及对在达尔文主义意义上的进化起反应。

使用目标或控制函数确定主要参数的变化，迄今还是很有限的，但是，应该给出一个例子来说明可能性。

最近曾试图修改富营养化模型中浮游植物的最大生长，见 7.4.4 节 (Jørgensen, 1976; Jørgensen, Mejer 和 Früs, 1978)。计算了浮游植物最大生长率的许多值的埃三极并选择了给出最高埃三极的值。模型应用在一个超富营养化湖泊并模拟了削减 99% 的磷输入。发现随着磷浓度和富营养化减少，选择的最大生长率增大，见表 9.2。

表 9.2 藻类的最大生长率

情 况	在最高埃三极的最大生长率
寡养湖	
总磷 $< 0.05\text{mg/l}^{-1}$	3.3/天
富营养湖	
总磷 0.5mg/l^{-1}	2.2/天
超富营养湖	
总磷 1.5mg/l^{-1}	1.6/天

这是与下述观察一致的，寡养湖泊中的浮游植物种一般比富营养湖泊中的小，即表面系数较高，给出的生长率也较高。

其他可能的目标函数总结在表 9.3 中。希望在不久的将来，越来越多的模型将通过应用目标函数来考虑生态系统结构的灵活性，正如已提到的，当期望强制函数大幅度改变时，这可能是绝对必要的。

表 9.3 目标函数

提 议	原则(目标函数)	参考文献
在所有时间、空间和 组织分解水平上的 所有系统	最大能量流动	Lotka (1922)
		Odum & Pinkerto (1955)
	最小熵	Glansdorf & Prigogine (1970)
	最大埃三极	Mejer & Jørgensen (1979)
在大于种群的组织分 解水平上的生态学 系统	最佳支配地位	Ulanowicz (1980)
	最大持久的有机物质	Whittaker & Woodwell (1971)
		O'Neill et al. (1975)
生态学系统; 可应用 的尺度	最大生物量; 维持代谢 分配量	Margalef (1968)
经济系统	最大赢利(单位增长率)	许多作者

9.4 灾变理论应用于生态建模

在生态学模型中包括较高阶动力学的另一种努力是应用灾变理论, 这认为存在多稳定平衡状态。

灾变理论是由法国数学家 R · Thom (1973) 引进的。研究该理论在生态建模中应用的几篇已经发表的文章: Jones 和 Walther (1976), Jones (1977) Duckstein, Casti 和 Kempf (1977), Dubois (1979), Duckstein, Casti 和 Kempf (1979) 和 Kempf (1980)。

下面介绍 Dubois (1979) 提出的河流模型来说明这种方法。

说明 9.1

河流中氧浓度的变化可以用下式表达:

$$\frac{dC_t}{dt} = \text{空气/水的交换率} + \text{光合作用生产量} - \text{呼吸作用消耗量} \quad (9.8)$$

C_t 是时刻 t 时的氧浓度。

氧 C_0 的消耗可以用 Michaelis-Menten 表达式给出:

$$C_0 = k_2 \cdot \frac{C_t}{k_1 + C_t} \quad (9.9)$$

其中, C_t 是时刻 t 的氧浓度, k_1 和 k_2 是常数。

光合作用的氧产量 PP 用逻辑斯蒂方程给出:

$$PP = k_3 C_t (1 - \alpha C_t) \quad (9.10)$$

其中, k_3 和 α 是常数。

复氧 RA 为

$$RA = K_a (C_s - C_t) \quad (9.11)$$

其中, K_a 是复氧常数, C_s 是饱和氧浓度, 见 7.2.1 节。

方程 (9.8) 现在可以变换成:

$$\begin{aligned} \frac{dC_t}{dt} = & K_a C_s - K_a C_t + k_3 C_t (1 - \alpha C_t) \\ & - k_2 \cdot \frac{C_t}{k_1 + C_t} \end{aligned} \quad (9.12)$$

C_s 是温度的函数。如果使用下列符号:

$$x = C_t / k_1$$

$$x_s = C_s / k_1 \quad (\text{温度 } T \text{ 的函数})$$

$$a = K_a C_s \quad (\text{温度 } T \text{ 的函数})$$

$$b = k_3 - K_a$$

$$c = \alpha k_3 k_1 / b$$

$$d = k_2 / k_1$$

$$\frac{dx}{dt} = a(T) + bx(1 - cx) - d \frac{x}{1 + x}$$

这个方程的平稳解由 $dx/dt = 0$ 给出。(图 9.3)

对于 b 、 c 、 d 特定值 ($b = 1$, $c = 0.1$ 和 $d = 4$), $\left(\frac{dx}{dt}\right) + a$ 对

x 作图见图 9.3。 $a(T)$ 随温度而变化，并依赖于 a 的值，对 x ，存在一种、两种或三种平稳状态。当只存在一种平稳状态时，该状态是渐近稳定的。存在两种平稳状态时，一种状态是渐近稳定的，而另一状态是不稳定的。存在三种平稳状态时，两种状态是渐近稳定的，一种状态是不稳定的，见图 9.4，该图显示 $a(T)$ 不同值的 x 状态。图中的箭头表明 x 是怎样进展的。 S_1 和 S_2 是吸引点，高于吸引点 x 的值给出负的 dx/dt ，而低于吸引点 x 的值给出正的 dx/dt 。如果 a 从 0.5 变化到 1.3， x 会从 S_1 跳到 S_2 ，这可以根据图形的比较看出。另一方面，如果 a 从 1.3 降到 0.5， x 会从 S_2 跳到 S_1 。第一次跳跃的临界值是 1.2，第二次跳跃的临界值是 0.75。因此，对相同的 a 值，并不出现 x 的两次跳跃，因而对相同的温度也不会。这意味着，在两个 a 值 0.75 与 1.3 之间， x 的稳定状态取决于系统的历史。稳定的 x 值对 a 的关系显示在图 9.5 中，图中清楚地显示了滞后效应。

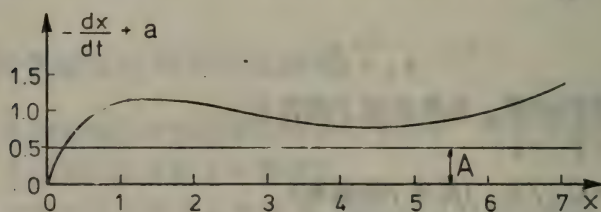


图 9.3 $(dx/dt) + a$ 对 x 的坐标图。

如果考虑 $a(T)$ 依赖于温度的显式关系，例如：

$$a(T) = B - C \sin(wt) \quad (9.13)$$

其中， B 、 C 和 w 是常数，则图 9.5 变换成图 9.6，图 9.6 中阐明了两个不同 w 值的滞后效应。

其他的方程组有了相似的结果，它们具有相同的数学性质。然而，不仅是数学性质，而且生态系统中的观测也支持该结果。春天，当温度上升时，这意味着 $a(T)$ 减小，在受污染河流中，

跳跃到较低氧浓度所观测到的温度比秋天跳回高氧浓度的温度要高(较低的 a 值)。

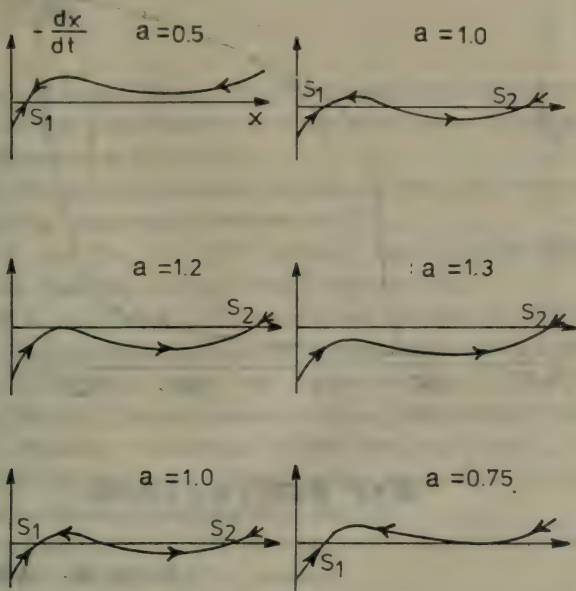


图9.4 对6个不同 a 值 dx/dt 对 x 的关系。箭头表明 x 将怎样进展。 S_1 和 S_2 是吸收点。

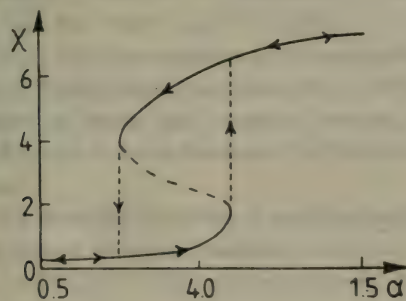


图 9.5 稳定的 x 值对 a 的图象。注意滞后效应。

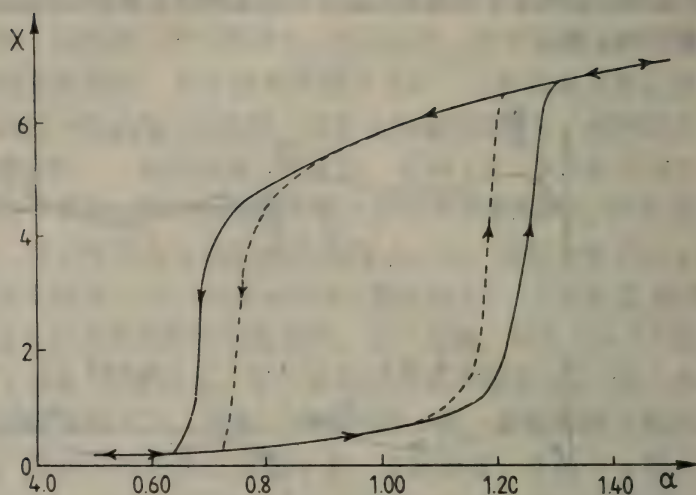


图 9.6 稳定的 x 值对 a 的图象。

(张利权译 陆健健校)

10. 参考文献

- * Abou-Donia, M.B., and Preissig, S.H., 1976. Delayed neurotoxicity from continuous low-dose oral administration of leptophos to hens. *Toxicology and Applied Pharmacology* 38: 595-608.
- * Ahlgren, I., 1973. Limnologiska studier av Sjoen Norrviken, III. Avlastningens effekter. *Scripta Limnologica Upsaliencia* No. 333.
- * Allen, T.F.H., and Starr, T.B., 1982. *Hierarchy: Perspectives for Ecological Complexity*. University of Chicago Press, Chicago. pp. 310.
- * Andersen, K.P. and Ursin, E., 1977. A multispecies extension to the Beverton and Holt theory of fishing, with account of phosphorus circulation and primary production. *Meddr. Danm. Fisk. - og Havunders. N.S. 7*: 319-435.
- * Anderson, J.M., 1973. The eutrophication of lakes. *Towards Global Equilibrium*. ed. D. Meadows, * Cambridge. MA:MIT Press, pp. 117-140.
- * André, J.B. (1970): Isothermes d'échange ionique sur les soles et réseaux de concentration. *Annales Agronomiques* 21, 703-724.
- * Anon, 1980. Report of the Ad. Hoc. working group on the use of effort data in assessments. *ICES C.M. 1981 / G:5* (mimeo.).
- * Aoyama, I, Yos. Inoue and Yor. Inoue, 1978. Simulation analysis of the concentration process of trace heavy metals by aquatic organisms from the viewpoint of nutrition ecology. *Water Research* 12: 837-842.
- * Armstrong, F.A.J. and Schindler, D.W., 1971. Preliminary chemical characterization of waters in the experimental lakes area, Northwestern Ontario. *J. Fish. Res. Board Can.*, 28: 171-187.
- * Armstrong, N.E., 1977. Development and Documentation of Mathematical Model for the Paraiba River Basin Study, Vol 2-DOSAGM: Simulation of Water Quality in Streams and Estuaries. Technical Report CRWR-145. Center for Research in Water Resources, The University of Texas at Austin, Austin, Texas.
- * Arp, P.A., 1983. Modelling the Effects of Acid Precipitation on Soil Leachates: A Simple Approach. *Ecological Modelling* 19: 105-117.
- * Baly, E.C.C. 1935. The kinetics of photosynthesis. *Proc.Roy.Soc. London* 117B: 218-239.
- * Barica, J. and Armstrong, F.A.J., 1971. Contribution by snow to the nutrient

- budget of some small Northwest Ontario Lakes. *Lim.-nol. Oceanogr.*, 16: 891-899.
- * Bartell, S.M., Gardner, R.H. and O'Neill, R.V., 1984. The Fates of Aromatics Model. *Ecol. Modelling*, 22: 109-123.
 - * Beck, M.B. (1978). Random signal analysis in an environmental sciences problem. *Applied Mathematical Modelling* 2(1): 23-29.
 - * Beddington, J.R. and May, R.M., 1980. Maximum sustainable yields in systems subject to harvesting at more than one trophic level. *Math. Biosci.*, 51: 261-281.
 - * Bedinger, M.S., 1971. Forest Species as Indicators of Flooding in the lower White River Valley, Arkansas. U.S. Geol. Surv. Prof. Pap. 750-C. USDI, Washington, D.C., pp. 248-253.
 - * Bergstrand, E., and Cawse, P.A., 1979. The deposition of trace elements and major nutrients in dust and rainwater in Northern Nigeria. *Sci, Total Environ* 13: 263-274.
 - * Betzer, S.B., and Pilson, M.E.Q., 1974. The seasonal cycle of copper concentration in *Byscan canaliculatum* *Biological Bulletin* 142: 165-175.
 - * Beverton, R.J.H. and Holt, S.J., 1957. On the dynamics of exploited fish populations. *Fishery Invest.*, Ser. 2. 19: 1-533.
 - * Beyer, J.E., 1981. *Aquatic Ecosystems— An Operational Research Approach*. Univ. Wash. Press., Seattle and London: 315 pp.
 - * Beyer, J. and Sparre, P., 1983. *Modelling Exploited Marine Fish Stocks. Application of Ecological Modelling in Environmental Management, Part A*. Elsevier Scientific Publishing Company. Amsterdam—Oxford—New York. Edited by S.E. Jørgensen.
 - * Bhumralkar, M.B., Johnson, R.L., Mancuso, R.L., and Wolf, D.E., 1979. Regional patterns and transfrontier exchanges of airborne sulphur pollution in Europe. Final Report, SRI project 4797, SRI International.
 - * Bierman, V.J. Verhoff, F.H., Poulson, T.C., and Tenney, M.W., 1974. Multinutrient dynamic models of algal growth and species competition in eutrophic lakes. *Modeling the Eutrophication Process*. eds. E. Middlebrooks, D.H. Falkenberg and T.E. Maloney, Ann Arbor, MI: Ann Arbor Science, pp. 89-109.
 - * Bonner, J.T., 1965. *Size and Cycle. An Essay on the Structure of Biology*. Princeton University Press, Princeton, NJ, 219 pp.
 - * Bosserman, R.W., 1980. Complexity measures for assessment of environmental impact in ecosystem networks. In: *Proc. Pittsburgh Conf. Modelling and Simulation*. Pittsburgh, PA, April 20-23, 1980.
 - * Bosserman, R.W., 1982. Structural comparison for four lake ecosystem

- models. In: L. Troncale (Ed.), *A General Survey of Systems Methodology. Proceedings of the Twenty-sixth Annual Meeting of the Society for General Systems Research*. Washington, DC, January 5-9, 1982, pp. 559-568.
- * Botkin, D.B., Janak, J.F. and Wallis, J.R., 1972. Some ecological consequences of a computer model of forest growth. *J. Ecol.*, 60: 849-872.
 - * Brandes, M., Chowdry, N.A. and Cheng, W.W., 1974. Experimental Study on Removal of Pollutants from Domestic Sewage by Underdrained Soil Filters. *National Home Sewage Disposal Symposium. Agric. Eng.*, Chicago, 111.
 - * Bro-Rasmussen, F. and Christiansen, K., 1984. Hazard assessment—a summary of analysis and integrated evaluation of exposure and potential effects from toxic environmental chemicals. *Ecol. Modelling*, 22: 67-85.
 - * Broqvist, S., 1971. Matematisk modell for ekosystemet i en sjö. Forskningsgruppen for Planeringsteori, Matematiska Institution, Tekniska Hogskolan, Stockholm.
 - * Brown, S.L., 1978. A comparison of cypress ecosystems in the landscape of Florida. Ph.D. Diss., University of Florida, Gainesville, FL, 569 pp.
 - * Bryan, G.W., 1976. Some aspects of heavy metal tolerance in aquatic organisms. In: "Effects of Pollutants on Aquatic Organisms". (A.P.M. Lockwood, ed.) 7-34. Cambridge University Press, Cambridge.
 - * Burns, L.A. and Taylor, R.B., 1979. Nutrient-uptake model in marsh ecosystems. *Proc. Am. Soc. Civ. Eng. J. Tech. Council.*, 105: 177-196.
 - * Canale, R.P., DePalma, L.M., and Vogel, A.H., 1976. A plankton-based food web model for Lake Michigan. In: *Modelling Biochemical Processes in Aquatic Ecosystems*. ed. R.P. Canale, Ann Arbor Science, Michigan, pp. 33-74.
 - * Chen, C.W., 1970. Concepts and utilities of ecological models. *Proceedings of the American Society of Civil Engineers, Journal of the Sanitary Engineering Division* 96 (SA5): 1085-1097.
 - * Chen, C.W., and Orlob, G.T., 1975. Ecologic simulation of aquatic environments. *Systems Analysis and Simulation in Ecology* vol. 3. ed. B.C. Patten, New York, NY: Academic Press, pp. 476-588.
 - * Chen, C.W., Dean, J.D., Gherini, S.A., and Goldstein, R.A., 1982. Acid rain model: Hydrologic module. *The Jour. of Environ. Eng. ASCE*, EE3, 108: 455-472.
 - * Chester, P.F., 1982. Acid rain, catchment characteristics and fishery status. *Int. Conf. on Coal Fired Power Plants and the Aquatic Environment*, Copenhagen 16-18 Aug. 1982. *Proceedings Water Qual. Inst.*, Denmark, 447-457.
 - * Chiou, C.T., Freed, V.H., Schmedding, D.W., and Kohnert, R.L., 1977. Partition coefficient and bioaccumulation of selected organic chemicals.

- * Christophersen, N., and Weight, R.F., 1980. Sulfate flux and a model for sulfate concentration in stream-water at Birkenes, a small forested catchment in southernmost Norway. *Water Resour. Res.*, in press (also SNSF-project, IR70 / 80).
- * Cloern, J.E., 1978. Simulation model of *Cryptomonas ovata* population dynamics in Southern Kootenay Lake, British Colombia. *Ecological Modelling* 4: 133-150.
- * Colwell, R.K., 1973. Competition and coexistence in a simple tropical community. *Amer. Natur.* 107: 737-760.
- * Costanza, R. and Sklar, F.H. (Baton Rouge, LA. USA), 1985. Articulation, accuracy and effectiveness of mathematical models: a review of freshwater wetland applications. *Ecol. Modelling*. 27: 45-69.
- * Coulter, B.S., Talibudeen, O. (1968): Calcium: aluminium exchange equilibria in clay minerals and acid soils. *Journal of Soil Science*, 20: 65-71.
- * Cowardin, L.M., Carter, V., Golet, F.C. and LaRoe, F.T., 1979. Classification of wetlands and deepwater habitats of the United States. U.S. Fish and Wildlife Service Pub. FWS / OSB-79 / 31 Dept. of the Interior, Washington, D.C., 103 pp.
- * Cridland, C.C., 1960. Laboratory experiment on the growth of *Tilapia* spp. *Hydrobiologia*, 15: pp. 135-160.
- * Cridland, C.C., 1962. Laboratory experiments on the growth of *Tilapia* spp. *Hydrobiologia* 20: pp 155-166.
- * Daan, N., 1975. Consumption and production in the North cod, *Gadus morhua*,: An assessment of the ecological status of the stock. *Neth. J. Sea Res.* 9: 24-55.
- * Dahl-Madsen, K.I. and Strange-Nielsen, K., 1974. Eutrophication models for ponds. *Vand*, 5: 24-31.
- * Deevey, E.S., Jr., 1947. Life tables for natural populations of animals. *Quart. Rev. Biol.* 22: 283-314.
- * Dennis, R.L., 1983. Dispersion Models for Management of Urban Air Quality. Application of Ecological Modelling in Environmental Management, Part B. Edited by S.E. Jørgensen and Mitsch, W.J. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam-Oxford-New York-Tokyo.
- * Dieist, J., Talibudeen, O. (1967). Ion exchange in soils from the ion pairs K-Ca, K-Rb and K-Na. *Journal of Soil Science*, 18: 125-137.
- * Dillon P.J., and Kirchner, W.B., 1975. The effects of geology and land use on the export of phosphorus from watersheds. *Water Res.*, 9: 135-148.
- * Dillon, P.J., and Rigler, F.H., 1974. A test of a simple nutrient budget model

- predicting the phosphorus concentration in lake water. *J. Fish. Res. Board Can.*, 31: 1771-1778.
- * Dobbins, W.E., 1964. BOD and Oxygen Relationship in Streams. *Journal of Sanitary Engineering Division. Proceedings ASCE* 90, SA 3, 53.
 - * Dodson, I.S., 1975. Predation rates of zooplankton in arctic ponds. *Limnology and Oceanography* 20 (3): 426-433.
 - * Dubois, D.M., 1979. Catastrophe Theory Applied to Water Quality Regulation of Rivers. State-of-the-Art in Ecological Modelling. *Proceedings of the Conference on Ecological Modelling, Copenhagen, Denmark, 28 August - 2 September 1978.* Editor S.E. Jørgensen, International Society for Ecological Modelling.
 - * Dubois, D.M., 1978. Modelisation ecologique d'une rivière en vue de l'optimisation de l'épuration. *Proceedings of the Colloque International (Liege, 16-19 May 1978).* University of Liege, Environmental Engineering School, 45: 1-3.
 - * Duckstein, L., Casti, J., and Kempf, J., 1977. Modelling phytoplankton growth in small eutrophic ponds with catastrophe theory. *Proceedings, 13th American Water Resources Conference, Tucson, Arizona.*
 - * Duff, G.H., and Nolan, N.J., 1957. Growth and Morphogenesis in the Canadian Forest Species. II. Specific Increments and their Relation to the Quantity and Activity of Growth in *Pinus resinosa* Alt. *Can. Jour. Bot.*, 35: 527-572.
 - * Dugdale, R.C., 1975. Biological modelling. *Modelling of Marine Systems.* ed. J.C. Nihoul, Amsterdam: Elsevier, pp. 187-206.
 - * Dutt, G.R., Shaffer, M.J., Moore, W.J. (1972). Computer simulation model of dynamic bio-physicochemical processes in soils. Department of Soils, Water and Engineering, Agricultural Experiment Station, University of Arizona, Tucson, U.S.A. (Technical Bulletin 196).
 - * EAFRO East African Fishery Research Organization (Jinja).
 - * Eckenfelder, W.W., Jr., O'Connor, D.J., 1961. *Biological Waste Treatment*, Pergamon Press, New York.
 - * Eckenfelder, W.W., Jr., 1970. *Water Quality Engineering for Practicing Engineering.* Barnes and Noble, Inc., New York.
 - * Edwards, R.W., Rolley, H.L.J., 1965. Oxygen Consumption of River Muds. *Journal of Ecology* 53:1.
 - * Ehrenfeld, D.W., 1973. *Biological Conservation.* Holt, Rinehart and Winston, New York.
 - * Eliassen, A. 1978. The OECD study of long range transport of air pollutants: Long range transport modelling. *Atmos. Environ.* 12: 479-487.

- * Eliassen, A., and Saltbones, J., 1982. Modelling of long range transport of sulphur over Europe: A two-year model run and some model experiments. EMEQ / MSCW Report 1 / 82, Norwegian Meteorological Institute. To appear in Atmospheric Environment.
- * Emlen, J.M., 1973. Ecology: An evolutionary approach. Addison-Wesley, Reading, Mass. 493 pp.
- * Evans, R.B., et al., 1966. Principles of Desalination. N.Y. In: Spiegler, K.S. (ed).
- * Fair, G.M., Moore, E.W., Thomas, H.A., Jr., 1941. The Natural Purification of River Muds and Pollutational Sediments. Sewage Works Journal 13: 270.
- * Fagerstroem, T., and Aasell, B., 1973. Methyl mercury accumulation in an aquatic food chain. A model and implications for research planning. Ambio 2: 164-171.
- * Fedra, K., 1983. A Modular Approach to Comprehensive System Simulation: A Case Study of Lakes and Watersheds. Analysis of Ecological Systems: State-of-the-Art in Ecological Modelling. Edited by William K. Lauenroth (Natural Resource Ecology Laboratory), Gaylord V. Skogerboe (Agricultural and Chemical Engineering Department) and Marshall Flug (National Park Service, Water Resources Laboratory), Colorado State University, Fort Collins, CO 80523, U.S.A. Elsevier Scientific Publishing Company. Amsterdam-Oxford-New York.
- * Fenchel, T., 1974. Intrinsic rate of natural increase: the relationship with body size. Oecologia, 14: 317-326.
- * Findeisen, W., Iastebrov, A., Lande, R., Lindsay, J., Pearson, M. and Quade, E.S., 1978. A sample glossary of systems analysis. Working Paper WP-78-12 (Laxenburg, Austria: International Institute for Applied Systems Analysis).
- * Fisher, B.E.A., 1984. Long-range transport of air pollutants and some thoughts on the state of modelling. Atmospheric Environment 18(3): 553-562.
- * Force, E.G., 1976. Reaeration and velocity prediction for small streams. Proceedings of American Society of Civil Engineers, Journal of Environmental Engineering Division 102 (EE5): 937-952.
- * Forrester, J.W., 1961. Industrial Dynamics. MIT Press, Cambridge.
- * Gallegos, A.F., and Whicker, F.W., 1972. Radio cesium retention by rainbow trout as affected by temperature and weight. Report of National FNF Series 100, 115642: 1-25.
- * Gardner, R.H., Huff, D.D., O'Neill, R.V., Mankin, J.B., Carney, J. and Jones, J., 1980. Application of error analysis to a marsh hydrology model. Water Resour. Res., 16: 659-664.

- * Gargas, E., 1976. A three-box eutrophication model of a mesotrophic Danish Lake. Water Quality Institute, Hoersholm, Denmark.
- * Garrod, D.J., 1960. A review of Lake Victoria fishery service records 1954-1959. East African Agricultural and Forestry Journal, Vol. XXVI, pp. 42-48.
- * Gause, G.F., 1934. The Struggle of Existence. New York, NY: Hafner, p. 133.
- * Gillett, J.W., et al., 1974. A conceptual model for the movement of pesticides through the environment. National Environmental Research Center, US Environmental Protection Agency, Corvallis, OR Report EPA 660 / 3-74-024, p. 79.
- * Gilliland, M.W., 1983. Models for Evaluating Human Carrying Capacity: A Case Study of the Lake Tahoe Basin, California-Nevada. Application of Ecological Modelling in Environmental Management, Part B. Edited by S.E. Jørgensen and W.J. Mitsch. Elsevier. Amsterdam-Oxford. New York-Tokyo.
- * Greenwood, P.H., 1965. Two new species of Haplochromis (Pisces: Cichlidae) from Lake Victoria. Ann. Mag. Natur. Hist., Vol. 8 (89 / 90), pp. 303-318.
- * Gromiec, M.J., 1983. Biochemical Demand-Dissolved Oxygen. Application of Ecological Modelling in Environmental Management, Part A. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam-Oxford-New York. Editor S.E. Jørgensen.
- * Gromiec, M.J., and Gloyna, E.F., 1973. Radioactivity transport in water. Final Report No. 22 to US Atomic Energy Commission, Contract AT (11-1)-490.
- * Haimes, Y.Y., Hall, W.A., Freedman, H.T., 1975. Multiobjective Optimization in Water Resources Systems. The Surrogate Worth Trade-off Method. Elsevier Scientific Publishing Company. Amsterdam-Oxford-New York.
- * Halfon, E., 1983. Is there a best model structure? II. Comparing the model structures of different fate models. Ecol. Modelling, 20: 153-163.
- * Halfon, E., Unbehauen, H. and Schmid, C., 1979. Model order estimation and system identification theory to the modelling of ^{32}P kinetics within the trophogenic zone of a small lake. Ecol. Modelling, 6: 1-22.
- * Halfon, E. (Burlington, Ont., Canada) and Reggiani, M.G. (Rome, Italy), 1978. Adequacy of ecosystem models. Ecol. Modelling, 4: 41-51.
- * Halfon, E., 1984. Error analysis and simulation of Mirex behaviour in Lake Ontario. Ecol. Modelling, 22: 213-253.
- * Hamblyn, E.L., 1966. The food and feeding habits of Nile Perch *Lates niloticus* (Linne) (Pisces: Centropomidae).
- * Hansen, H.H., Frankel, R.J., 1965. Economic Evaluation of Water Quality. A Mathematical Model of Dissolved Oxygen Concentration in Freshwater

- Streams. Second Annual Report, Sanitary Engineering Laboratory Report No. 65-11, Sanitary Engineering Research Laboratory, University of California, Berkeley.
- * Hansen, S., and Aslyng, H.C., " Nitrogen balance in crop production simulation model NITCROS" . Hydrotechnical Laboratory. RVAU. Copenhagen 1984, 113 pages.
 - * Harlemann, D.R.F., 1978. Tech. Rep. MZT TR 227. Parsons Lab. MIT.
 - * Harris, J.R.W., Bale, A.J., Bayne, B.L., Mantoura, R.C.F., Morris, A.W., Nelson, L.A Radford P.J., Undes, R.J., Weston, S.A. and Widdone, J.A. Preliminary model of the dispersal and biological effect of toxins in the Tamar estuary, England. *Ecol. Modelling*. 22: 253-285.
 - * Henriksen, A., and Seip. H.M., 1980. Strong and weak acids in surface waters of southern Norway and southwest Scotland. *Water Res.*, 14: 809-813, also SNSF-project, FR17 / 80.
 - * Holling, C.S., 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Canad. Entomol.* 91: 385-398.
 - * Holling, C.S., 1966. The functional response of invertebrate predators to prey density. *Mem. Entomol. Soc. Canada* 48: 1-87.
 - * Holling, C.S., 1978. *Adaptive Environmental Assessment and Management*. John Wiley and Sons, New York.
 - * Hopkinson, C.S., Jr. and Day, J.W., Jr., 1980. Modelling hydrology and eutrophication in a Louisiana swamp forest ecosystem. *Environ. Manage.*, 4: 325-335.
 - * Huff, D.D. and Young, H.L., 1980. The effect of a marsh on runoff. I.A. water-budget model. *J. Environ. Qual.*, 9: 633-640.
 - * Huff, D.D., Koonce, J.F., Ivarson, W.R., Weiler, P.R., Dettmann, E.H. and Harris, R.F., 1973. Simulation of urban run off, nutrient loading, and biotic response of a shallow eutrophic lake. In: E.J. Middlebrooks, D.H. Falkenberg and T.E. Maloney (Editors), *Modelling the Eutrophication Process*. Ann Arbor Science, Ann Arbor, MI, pp. 33-35.
 - * Hutchinson, G.E., 1970. The biosphere. *Scient. Amer.*, 223 (3): 44-53.
 - * Hynes, H.B.N., 1971. *Ecology of Running Water*, Liverpool University Press, Liverpool, England.
 - * Imboden, D.M., 1974. Phosphorus model for lake eutrophication. *Limnology Oceanography* 19: 297-304.
 - * Imboden, D.M., 1979. Modelling of vertical temperature distribution and its implication on biological processes in lakes. *State of the Art in Ecological Modelling*, ed. S.E. Jørgensen (Copenhagen: International for Ecological Modelling), pp. 545-561.

- * Imboden, D.M., and Gächter, R., 1978. A dynamic lake model for trophic state prediction. *Ecological Modelling* 4: 77-98.
- * Jackson, P.B.N., 1970. The African Great Lakes Fisheries: Past, present and future. *Afr. J. Hydrobiol. Fish.*
- * Jacobsen, O.S., and Jørgensen, S.E., 1975. A submodel for nitrogen release from sediments. *Ecological Modelling* 1: 147-151.
- * Jansson, B.O., 1972. Ecosystem approach to Baltic problem. Swedish Natural Science Research Council Bulletins from Ecological Research Committee No. 16.
- * Jeffers, N.R.J., 1978. An Introduction to Systems Analysis with Ecological Applications. E. Arnold.
- * Jensen, S.G., 1979: " Model ETFOREST for calculating actual evapotranspiration". In: S.Halldin (ed.) 1979 comparison of forest water and energy exchange models. *Int. Soc. Ecol. modelling*, Copenhagen, 165-172.
- * Jørgensen, S.E., 1976. A eutrophication model for a lake. *Ecol. Model.*, 2: 147-165.
- * Jørgensen S.E., 1976. A model of fish growth. *J. Ecol. Model.*, 2: 303-313.
- * Jørgensen S.E., 1979. Modelling the distribution and effect of heavy metals in aquatic ecosystems. *J. Ecol. Model.*, 6: 199-223.
- * Jørgensen S.E., (editor-in-chief; editorial board: M.B. Friis, J. Hendriksen, L.A. Jørgensen, S.E. Jørgensen and H.F. Mejer), 1979. Handbook of Environmental Data and Ecological Parameters. International Society of Ecological Modelling, Copenhagen.
- * Jørgensen S.E., 1981. A Holistic Approach to Ecological Modelling by Application of Thermodynamics. In *Systems and Energy* edited by W. Mitsch et al., 1982, Ann Arbor.
- * Jørgensen S.E., 1981. A Holistic Approach to Ecological Modelling by Application of Thermodynamics. In: *Systems and Energy*. ed. W. Mitsch et al., 1982, Ann Arbor.
- * Jørgensen S.E., 1982. Modelling the eutrophication of shallow lakes. In: D.O. Logofet and N.K. Luckyanov (Editors), *Ecosystem Dynamics in Freshwater Wetlands and Shallow Water Bodies*, Vol. 2. UNEP/SCOPE, U.S.S.R. Academy of Sciences, Moscow, pp. 125-155. * Jørgensen S.E., 1983. *Eutrophication Models of Lakes. Application of Ecological Modelling in Environmental Management*, Part A Elsevier Scientific Publishing Company. Amsterdam-Oxford-New York. Edited by S.E. Jørgensen
- * Jørgensen S.E., 1983. Modelling the Distribution and Effect of Toxic Substances in Aquatic Ecosystems. *Application of Ecological Modelling in Environmental Management*, Part A. Elsevier Scientific Publishing

Company. Amsterdam—Oxford—New York. Edited by S E. Jørgensen

- * Jørgensen S.E., 1984. Parameter estimation in toxic substance models. *Ecol. Modelling*, 22: 1–13.
- * Jørgensen S.E., 1986. Structural Dynamic Model. *Ecol. Modelling*, 31: 1–9.
- * Jørgensen S.E., Jacobsen, O.S. and Hoei, I., 1973. A prognosis for a lake. *Vatten*, 29: 382–404.
- * Jørgensen S.E., Kamp–Nielsen, L. and Jacobsen, O.S., 1975. A submodel for anaerobic mudwater exchange of phosphate. *Ecological Modelling* 1: 133–146.
- * Jørgensen S.E., Mejer, H., 1977. Ecological buffer capacity. *J. Ecol. Model.*, 3: 39–61.
- * Jørgensen S.E., Mejer, H. and Friis, M., 1978. Examination of a lake model. *J. Ecol. Model.*, 4: 253–279.
- * Jørgensen S.E., Mejer, H.F., 1979. A Holistic Approach to Ecological Modelling. *Ecol. Model.*, 7: in press.
- * Jørgensen S.E., Jørgensen, L.A., Kamp Nielsen, L., and Mejer, H.F., 1981. Parameter Estimation in Eutrophication Modelling. *Ecol. Model.*, 13: 111–129.
- * Jørgensen S.E., and Mejer, H.F., 1981a. Application of Exergy in Ecological Models. In: *Progress in Ecological Modelling*, edited by D. Dubois, Liege, p. 311–347.
- * Jørgensen S.E., and Mejer, H.F., 1981b. Exergy as Key Function in Ecological Models. In: *Energy and Ecol. Modelling*, edited by W. Mitsch et al., p. 587–590.
- * Jørgensen S.E., Kamp Nielsen, L., Jørgensen, L.A. and Mejer, H., 1982. An Environmental Management Model of the Upper Nile Lake System. *ISEM Journal*, 4: 5–72.
- * Jørgensen S.E., and Mejer, H.F., 1983. Trends in Ecological Modelling. Analysis of Ecological Systems: State-of-the-Art in Ecological Modelling. Edited by William K. Lauenroth (Natural Ecology Laboratory), Gaylord V. Skogerboe (Agricultural and Chemical Engineering Department) and Marshall Flug (National Park Service, Water Resources Laboratory), Colorado State University, Fort Collins, CO 80523, U.S.A. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam—Oxford—New York.
- * Jørgensen S.E., Kamp–Nielsen, L., Christensen, T., Windolf–Nielsen, J., and Westergaard, B., 1986. Validation of a Prognosis based upon a Eutrophication Model. *Ecol. Modelling*, 72: 165–182.
- * Jørgensen S.E., Kamp–Nielsen, L. and Jørgensen, L.A., 1986. Examination of the Generality of Eutrophication Models. *Ecol. Modelling*, 32: 251–266.

- * Johnson, W.B., Wolf, D.E., and Mancuso, R.L., 1978. Long term regional patterns and transfrontier exchanges of airborne sulphur pollution in Europe. *Atmos. Environ.* 12: 511-527.
- * Jones, D.D. and Walters, C.J., 1976. Catastrophe theory and fisheries regulation. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 33: 2829-2833.
- * Jones, D.D., 1977. Catastrophe theory applied to ecological systems. *Simulation* 29: 1-15.
- * Jones, R., 1978. Further observations on the energy to the major fish species in the North Sea. *ICES C.M.* 1978 Gen: 6. (mimeo.).
- * Jost, J.L., Drake, I.F., Frederickson, A.G., and Tsandriya, H.M., 1973. Interactions of *Tetrahymena pyriformis*, *Escherichia coli*, *Azotobacter vinelandii* and glucose in minimal medium. *Journal of Bacteriology* 113: 834-840.
- * Kamp-Nielsen, L., 1974. Mudwater exchange of phosphate and other exchange rate. *Arch. Hydrobiol.*, 2: 218-237.
- * Kamp-Nielsen, L., 1975. A kinetic approach to the aerobic sediment-water exchange of phosphorus in Lake Esrom. *Ecological Modelling* 1: 153-160.
- * Kamp-Nielsen, L., 1983. Sediment-Water Exchange Models. Application of Ecological Modelling in Environmental Management, Part A. Elsevier Scientific Publishing Company. Amsterdam-Oxford-New York. Edited by S.E. Jørgensen
- * Kauppi, P., Posch, M., Matzner, E., Kauppi, L., and Kamari, J., 1984. A model for predicting the acidification of forest soils: application to acid deposition in Europe. (Forthcoming IIASA Research Report).
- * Kempf, J., 1980. Multiple Steady States and Catastrophes in Ecological Models. *ISEM-Journal* 2: 55-80.
- * Kenāga, E.E., and Goring, C.A.I., 1978. Relationship between water solubility, soil sorption, octanol-water partitioning, and concentration of chemicals in biota. In "Aquatic Toxicology", J.G. Eaton, P.R. Parrish and A.C. Hendricks, eds. Special Technical Publications, No. 707: 78-113. American Society for Testing and Materials, Philadelphia.
- * Killus, J.P. et al., 1980. Continued Research in Mesoscale Air Pollution Simulation Modelling: Volume IV-Refinements in Numerical Analysis Transport, Chemistry, and Pollutant Removal. Final Report to the U.S. Environmental Protection Agency, prepared by Systems Applications, Inc., EF77-142R.
- * Kirchner, T.B. and Whicker, F.W., 1984. Validation of PATHWAY, a simulation model of the transport of radionuclides through agroecosystems. *Ecol. Modelling*. 22: 21-45.

- * Kohlmaier, G.H., Sirre', E.O., Brohl, H., Killian, W., Fishbach, U., Plochl, M., Muller, T. and Jiang, Y., 1984. Ecol. Modelling. 22: 45-67.
- * Kohlmaier, G.H., Sire, E.O., Brohl, H., Kilian, W., Fischbach, U., Plochl, M., Muller, T., and Yunsheng, J., 1984. Dramatic development in the dying of German spruce-fir forests: in search of possible causeeffect relationships. Ecological Modelling 22: 45-65.
- * Kramer, B.M., 1979. Air Quality Modeling: Judicial, Legislative and Administrative Reactions. Colombia Journal of Environmental Law, 5: 236-263.
- * Krenkel, P.A., and Orlob, G.T., 1963. Turbulant diffusion and the reaeration coefficient. Proceedings of American Society of Civil Engineers, Journal of Sanitary Engineering division 88 (SA2): 53-83.
- * Kristensen, K.J., and Jensen, S.E., 1975. A model for estimating actual evapotranspiration from potential evapotranspiration. Nordic Hydrology 6, 170-188.
- * Laing, W.A., W.L. Ogren & R.H. Hagenman, 1974. Regulation of soybean net photosynthetic CO₂-fixation by the interaction of CO₂, O₂ and ribulose 1,5 - diphosphate carboxylase. Plant Phys. 54: 678-685.
- * Lam, D.C.L. and Simons, T.J., 1976a. Computer model for toxicant spills in Lake Ontario. Environmental Biogeochemistry vol. 2 Metals transfer and ecological mass balances. ed. J.O. Nriago (Ann Arbor, MI: Ann Arbor Science), pp. 537-549.
- * Lam, D.C.L., and Simons, T.J., 1976b. Numerical computations of advective and diffusive transport of chloride in Lake Erie. J. Fish Res. Canada, 33: 537-549.
- * Lamanna, C, and Malette, M.F., 1965. Basic Bacteriology. Baltimore, MD: Williams and Wilkins.
- * Lamb, R.G., 1975. The Calculation of Long Term Atmospheric Pollutant Concentration Statistics Using the Concept of a Macro-Turbulence. Proc. of the Seminar of Air Pollution Modelling, Venice, Italy, November 27-28.
- * Lamb, R.G., and Durran, D.R., 1978. Eddy Diffusivities Derived from a Numerical Model of the Convective Planetary Boundary Layer. II Nuovo Cimento, 1: 1-17.
- * Lamb, R.G., 1984. Air Pollution models as descriptors of cause-effect relationships. Atmospheric Environment 18 (3): 591-606.
- * Lappalainen, K.M., 1975. Phosphorus loading capacity of tubes and a mathematical model for water quality prognoses. Proceedings of 10th Nordic Symposium on Water Research, Vaerloese, May 20-22, 1974 (Helsinki: "Entrofierung" NORFORSK.).
- * Larsen, D.P., Mercier, H.T. and Malveg, K.W., 1974. Modeling algal growth

- dynamics in Shagawa Lake, Minnesota. Modeling Eutrophication Process, eds. E.J. Middlebrooke, D.H. Falkenberg and T.E. Maloney, Ann Arbor, MI: Ann Arbor Science, pp. 15-33.
- * Lassen, H., and Nielsen, P.B., 1972. Simple mathematical model for the primary production as a function of the phosphate concentration and the incoming solar energy applied to the North Sea. Danmarks Fisker- og Havundersogelser. International Council for the Exploration of the Sea. Plankton Committee 1972.
 - * Lassiter, R.R., 1978. Principles and constraints for predicting exposure to environmental pollutants. U.S. Environmental Protection Agency, Corvallis, OR Report EPA 118-127519
 - * Lassiter, R.R., 1975. Modeling dynamics of biological and chemical components of aquatic ecosystems. EPA-660 / 3-75-012, U.S. Environmental Protection Agency, Washington, DC.
 - * Lassiter, R.R., and Kearns, D.K., 1974. Phytoplankton population changes and nutrient fluctuations in a simple aquatic ecosystem model. Modeling the Eutrophication Process, eds. E.J. Middlebrookes, D.H. Falkenberg, and T.E. Maloney, Ann Arbor, MI: Ann Arbor Science, pp. 131-138.
 - * Lau, L.Y., 1972. Prediction equation for reaeration in open-channel flow. Proceedings of American Society of Civil Engineers. Journal of Sanitary Engineering Division 96 (SA6): 1063-1068.
 - * Laws, R.W., 1962. Some effects of whaling on the southern stocks of baleen whales. In The Exploitation of Natural Animal Populations. Editor Le Cren, E.D. and Holdgate, M.W., 242-59. Blackwells, Oxford.
 - * Lehman, J.T., Botkin, D.B., and Likens, G.E., 1975. The assumptions and rationales of a computer model of phytoplankton population dynamics. Limnology and Oceanography 3: 343-364.
 - * Leslie, P.H., (1945). On the use of matrices in certain population mathematics. Biometrika, 33: 183-212.
 - * Leung, D.K., 1978. Modeling the bioaccumulation of pesticides in fish. Center for Ecological Modeling Polytechnic Institute, Troy, NY Report 5.
 - * Lewis, E.G. (1942). On the generation and growth of a population. Sankhya, 6: 93-96.
 - * Liss, P.S. and Slater, P.G., 1974. Flux of gases across the air-sea interface. Nature, 247: 181-184.
 - * Loehr, R.C., 1974. Characteristics and comparative magnitude of nonpoint sources. J. Wat. Poll. Cont. Fed., 46: 1849-1872.
 - * Loenholdt, J., 1973. The BOD₅, P and N content in raw waste water. Stads- og Havneingeniøren, 7: 1-6.

- * Loenholdt, J., 1976. Nutrient Engineering WMO Training Course on Coastal Pollution (DANIDA): 244-261.
- * Lorenzen, M.W., Smith, O.J. and Kimmel, L.V., 1976. A long-term phosphorus model for lakes: Application to Lake Washington, Modeling Biochemical Processes in Aquatic Ecosystems, ed. R.P. Canale, Ann Arbor, MI: Ann Arbor Science, pp. 75-92.
- * Lotka, A.J., and Harleman, D.R.F., 1975. A real-time model of nitrogen-cycle dynamics in an estuarine system. MIT Department of Civil Engineering. R.M. Parsons Laboratory Report 204.
- * Lotka, A.J., 1956. Elements of mathematical biology. Dover, New York. 465 pp.
- * Lotka, A.J., 1924. Contribution to the energetics of evolution. Proc. Nat. Acad. Sci. 8: 147-150.
- * Louma, S.N., and Bryan, G.W., 1978. Factors controlling the availability of sediment-bound lead to estuarine bivalve *Scrobicularia plana*. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 58: 793-802.
- * Lerman, A., 1971. Nonequilibrium Systems in Natural Water Chemistry, Advances in Chemistry Series 106, American Chemical Society, Washington, U.S.A.
- * Lu, J.C.S. and Chen, K.Y., 1977. Migration of trace metals in interface of seawater and polluted surficial sediments. Environmental Science and Technology 11: 174-182.
- * Lu, P.-Y., and Metcalf, R.L., 1975. Environmental fate and biogradability of benzene derivatives as studied in a model aquatic ecosystem. Environmental and Health Perspectives 10: 269-284.
- * Mackay, D. and Cohen, Y., 1976. Prediction of Volatilization Rate of Pollutants in Aqueous Systems, Symposium on Non-biological Transport and Transformation of Pollutants on Land and Water, May 11-13. National Bureau of Standards, Gaithersburg, Maryland.
- * Margalef, R., 1968. Perspectives in Ecological Theory. University Chicago Press. Chicago, 112 pp.
- * Matic, J.H., and Patten, B.C., 1981. Environ analysis of linear compartmental systems: the static, time invariant case. Proc. 43rd Session, Int. Stat. Inst., Manila, Philipines, Dec. 4-14, 1979, in press.
- * May, R.H., 1973. Stability and Complexity in Model Ecosystems.
- * Mejer, H. and Jørgensen, L.A., 1981. Model Identification Methods applied to two Danish Lakes. Proc. of Task Force Meeting, November 1979. IIASA.
- * Mejer, H.F. and Jørgensen, S.E., 1979. Energy and ecological buffer capacity. State of the Art in Ecological Modelling, ed. S.E. Jørgensen, Copenhagen:

International Society for Ecological Modelling, pp. 829-846.

- * Mejer, H.F., 1983. A Menu Driven Lake Model. ISEM-Journal 5:45-50.
- * Mertz, D.B., 1970. Notes on methods used in life-history studies. Pp. 4-17 in J.H. Connell, D.B. Mertz, and W.W. Murdoch (eds.). Readings in ecology and ecological genetics. Harper & Row, New York, 397 pp.
- * Metcalf, R.L., Sangha, G.K., and Kopoor, I.P., 1975. Model ecosystem for the evaluation of pesticide biodegradability and ecological magnification. Environmental Science and Technology 5: 709-713.
- * Miller, D.R., 1979. Models for total transport. Principles of Ecotoxicology Scope vol. 12, ed. G.C. Butler, 1979, New York, NY: Wiley, pp. 71-90.
- * Miller, J.G., 1978. Living Systems. McGraw-Hill, New York. 1102 pp.
- * Miller, P.C., Stoner, W.A. and Tieszen, L.L., 1976. A model of stand photosynthesis for the wet meadow tundra at Barrow Alaska. Ecology, 57: 411-430.
- * Mitsch, W.J., 1976. Ecosystem modeling of waterhyacinth management in Lake Alice, Florida. Ecol. Modelling. 2: 69-89.
- * Mitsch, W.J., 1983. Ecological Models for Management of Freshwater Wetlands. Application of Ecological Modelling in Environmental Management, Part B. Edited by S.E. Jørgensen and W.J. Mitsch. Elsevier. Amsterdam-Oxford-New York-Tokyo.
- * Mogensen, B., 1978. Chromium pollution in a Danish fjord. Licentiate Thesis. Royal Danish School of Pharmacy, Copenhagen.
- * Mogensen, B., and Jørgensen, S.E., 1979. Modelling the distribution of chromium in a Danish firth. Proceedings of 1st International Conference on State of the Art in Ecological Modelling, Copenhagen, 1978. ed. S.E. Jørgensen, Copenhagen: International Society for Ecological Modelling, pp. 367-377.
- * Morowitz, 1968. Energy Flow in Biology. Ac. Press.
- * Muniz, I.P., and Seip, H.M., 1982. Possible effects of reduced Norwegian sulphur emissions on the fish populations in lakes in Southern Norway, SI-report 81 03 13-2, 28 s.
- * Neely, W.B., Branson, D.R., and Blau, G.E., 1974. Partition coefficient to measure bioconcentration potential of organic chemicals in fish. Environmental Science and Technology 8: 1113-1115.
- * Nicolis, G. and Prigogine, I., 1977. Selforganization in Nonequilibrium Systems. John Wiley, New York.
- * Nihoul, J.C.J., 1984. A non-linear mathematical model for the transport and spreading of oil slicks. Ecol. Modelling. 22: 325-341.
- * Nyholm, N., 1978. A simulation model for phytoplankton growth and nutrient

cycling in eutrophic, shallow lakes. *Ecol. Modelling*, 4: 279-310.

- * Nyholm, N., Nielsen, T.K. and Pedersen, K., 1984. Modeling heavy metals transport in an arctic fjord system polluted from mine tailings. *Ecol. Modelling*, 22: 285-325.
- * Nyholm, N., 1976. Kinetics studies of phosphate-limited algae growth, Thesis, Technical University of Copenhagen.
- * Nyholm, N., 1978. A simulation model for phytoplankton growth and nutrient cycling in eutrophic, shallow lakes. *Ecological Modelling* 4: 279-310.
- * OECD, 1977. The OECD programme on long range transport of air pollutants. Measurements and finding. OECD. Paris.
- * O'Brien, J.J., and Wroblewski, J.S., 1972. An ecological model of the lower marine trophic levels on the continental shelf of West Florida. Geophysical Fluid Dynamics Institute, Florida State University, Tallahassee, FL Technical Report, 170 pp.
- * O'Brien, J.J., 1970. A Note on the Vertical Structure of the Eddy Exchange Coefficient in the Planetary Boundary Layer. *Journal of Atmospheric Sciences*, 27: 1213-1215.
- * O'Connell, R.L., Thomas, N.A., 1965. Effects of Benthic Algae on Stream Dissolved Oxygen. *Journal of Sanitary Engineering Division, Proceedings ASCE* 91, SA 3, 1.
- * O'Connor, D.J., and Dobbins, W.E., 1958. The mechanism of reaeration in natural streams. *Proceedings of American Society of Civil Engineers. Journal of Sanitary Engineering Division* 96 (SA2): 547-571.
- * O'Connor, D.J., 1962. The effect of Stream Flow on Waste Assimilation Capacity. *Proceedings of 17th Purdue Industrial Waste Conference, Lafayette*.
- * O'Connor, D.J., 1967. The Temporal and Spatial Distribution of Dissolved Oxygen in Streams. *Water Resources Research* 3, 1, 65.
- * O'Connor, D.J., DiTorro, D.M., 1970. Photosynthesis of Oxygen Balance in Streams. *Journal of Sanitary Engineering Division, Proceedings ASCE* 96, SA 2, 547.
- * O'Melia, C.R., 1974, Phosphorus cycling in lakes. North Carolina Water Resources Research Institute, Raleigh Report 97, 45 pp.
- * O'Neill, R.V., W.F. Hanes, B.S. Ausmus and D.E.Reichle. 1975. A theoretical basis for ecosystem analysis with particular reference to element cycling. pp. 28-40. In, F.G.Howell, J.B.Gentry and M.H.Smith (eds.) *Mineral Cycling in Southeastern Ecosystems*. NTIS pub. CONF-740513.
- * Octavia, K.A.H., Jirka, G.H. and Harleman, D.R.F., 1977. Vertical Heat Transport Mechanisms in Lakes and Reservoirs. MIT Dept. of Civil Eng., R.M. Parsons Laboratory for Water Resources and Hydrodynamics, Tech.

Report no. 227.

- * Odum, E.P., 1959. *Fundamentals of Ecology* (2nd Edition). Saunders, Philadelphia, PA.
- * Odum, H.T., 1957. Trophic structure and productivity of Silver Springs. *Ecol. Monogr.* 27: 55-112.
- * Odum, H.T. and Pinkerton, R.C. 1955. Time's speed regulator: The optimum efficiency for maximum power output in physical and biological systems. *Amer.sci.* 43: 331-343.
- * Odum, H.T., 1972. An energy circuit language. *Systems Analysis and Simulation in Ecology* vol. 2, ed. B.C. Patten, New York, NY: Academic Press, pp. 139-211.
- * Odum, H.T., 1971. *Environment, Power, and Society*. Wiley Interscience, New York. 331 pp.
- * Odum, H.T., 1983. *Systems Ecology*. Wiley Interscience, New York, 644 pp.
- * Olson, M.P., and Voldner, E.C., 1981. Documentation of the Atmospheric Environment Service long-range transport of air pollutants model. Work Group 2 Report 2-5 AES, Toronto.
- * Ondok, J.P. and Pokorny, J., 1982. Models of the O₂ and CO₂ regimes in shallow ponds. In: D.O. Logofet and N.K. Luckyanov (Editors). *Ecosystem Dynamics in Freshwater Wetlands and Shallow Water Bodies*, Vol. 2. UNEP / SCOPE, U.S.S.R. Academy of Sciences, Moscow, pp. 174-189.
- * Orlob G.T., and L.G. Selna (1967). Progress report on development of a mathematical model for prediction of temperatures in deep reservoirs-Phase 3: Castle Lake investigation. Water Ressources Engineers. Inc. Walnut Creek, CA Technical Report.
- * Orlob, G.T., Hrovat, D. and Harrison, F., 1980. Mathematical model for simulation of the fate of copper in a marine environment. *American Chemical Society, Advances in Chemistry Series* 189: 195-212.
- * Park, R.A., Groden, T.W., and Desormeau, C.J., 1979. Modification to model CLEANER. requiring further research, *Perspectives on Lake Ecosystem Modeling*. eds. D. Scavia and A. Robertson, Ann Arbor, MI: Ann Arbor Science, pp. 87-108.
- * Parker, R.A., 1972. Estimation of ecosystem parameters. *Verhandlung Internationale Vereinigung Limnologie* 18: 257-263.
- * Parker, R.A., 1974. Empirical functions relating metabolic processes in aquatic systems to environmental variables. *J. Fish. Bd. Can.* 31: 1550-1552.
- * Paschal, J.E., Soneshine, D.E. and Richardson, J.H., 1979. A simulation model of a *peromyscus leucopus* population in an area of the great dismal swamp. In: P.W. Kirk, Jr. (Editors), *The great dismal swamp*. University Press of

Virginia, VA, pp. 277-296.

- * Pattee, H.H., 1973. *Hierarchy Theory: The Challenge of Complex Systems*. Braziller, New York.
- * Patten, B.C., 1971-1976. *Systems Analysis and Simulation in Ecology*, Vols. 1-4. Academic Press, New York.
- * Patten, B.C., Egloff, D.A., and Richardson, T.H., 1975. Total ecosystem model for a cove in Lake Texoma. *Systems Analysis and Simulation in Ecology* vol. 3. ed. B.C. Patten, New York. NY: Academic Press, pp. 206-423.
- * Patten, B.C., Bosserman, R.W., Finn, J.T., and Cale, W.G., 1976. Propagation of cause in ecosystems. Pages 457-579 in *System analysis and simulation in ecology*, vol. 4, B.C. Patten, ed. Academic Press, New York, 593 pp.
- * Patten, B.C., and Auble, G.T., 1981. System theory of the ecological niche. *Am. Nat.* 118: 345-369.
- * Patten, B.C., 1982. Environs: relativistic elementary particles for ecology. *Am. Nat.* 119: 179-219.
- * Patten, B.C. and Matic, J.H., (1982). *The Water Environ of Okefenokee Swamps: An Application of Static Linear Environ Analysis*. *Ecol. Modelling*. 16: 1-50.
- * Patten, B.C., 1983. On the Quantitative Dominance of indirect Effects in Ecosystems. *Analysis of Ecological Systems: State-of-the-Art in Ecological Modelling*. Edited by William K. Lauenroth (Natural Resource Ecology Laboratory), Gaylord V. Skogerboe (Agricultural and Chemical Engineering Department) and Marshall Flug (National Park Service, Water Resources Laboratory), Colorado State University, Fort Collins, CO 80523, U.S.A.. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam-Oxford-New York.
- * Phipps, R.L. and Applegate, L.H., 1983. *Simulation of Management Alternatives in Wetland Forests*. *Application of Ecological Modelling in Environmental Management*, Part B. Edited by S.E. Jørgensen and W.J. Mitsch. Elsevier. Amsterdam-Oxford-New York-Tokyo.
- * Phipps, R.L., 1979. Simulation of wetlands forest vegetation dynamics. *Ecological Modelling*, 7: 257-288.
- * Phipps, R.L., 1967. Annual Growth of Suppressed Chestnut Oak and Red Maple, a Basis for Hydrologic Inference. *U.S. Geol. Surv. Prof. Pap.* 485C. USDI, Washington, D.C. 27 pp.
- * Phipps, R.L., 1979. *Simulation of Wetlands Forest Vegetation Dynamics*. *Ecol. Modelling* 7: 257-288.
- * Pielou, E.C., 1977. *An introduction to mathematical ecology*. Wiley-Interscience, New York. 385 pp.
- * Platt, T., Subba Rao, D.V., 1975. Primary production of marine microphytes.

- In: Cooper, J.P. (ed.): *Photosynthesis and Productivity in Different Environments*, pp. 249–280. Cambridge University Press.
- * Puccia, C.J., 1983. Qualitative models for east coast benthos. p. 719–724. In: W.K. Lauenroth, G.V. Skogerboe, and M. Flug (eds.) *Analysis of Ecological Systems: State-of-the-Art in Ecological Modelling*. Elsevier Scientific, Amsterdam.
 - * Radtke, E., and Straskraba, M., 1980. Self-Optimization in a Phytoplankton Model. *Ecol. Modelling* 9: 247–268.
 - * Raytheon Company, Oceanographic Environmental Services, 1973. REBAM—A Mathematical Model of Water Quality for the Beaver River Basin. U.S. Environmental Protection Agency, Washington, D.C.
 - * Reynolds, S.D. et al., 1976. Continued Research in Mescale Air Pollution Simulation Modelling—Volume II: Refinements in the Treatments of Chemistry, Meteorology, and Numerical Integration Procedures. Prepared by Systems Applications, Inc. for U.S. EPA (EPA-600 / 4-76-016b).
 - * Rich, L.G., 1973. *Environmental Systems Engineering*, p. 5. McGraw Hill, U.S.A.
 - * Richey, J.E., 1977. An empirical and mathematical approach toward the development of a phosphorus model of Castle Lake. In: C.S. Hall and J.W. Day, Jr. (Editors). *Ecosystem, Modeling in Theory and Practice*. Wiley, Sons, New York, N.Y., pp. 267–288.
 - * Ricker, W.E., 1954. Stock and recruitment. *J. Fish. Res. Board Canada* 11: 559–623.
 - * Rinaldi, S., Soncini-Sessa, R., Stehfest, H., Tamura, H., 1979. *Modeling and Control of River Quality*. McGraw-Hill, Inc., New York.
 - * Roberts, T.R., 1974. Geographical distribution of African fresh-water fishes. *Zool. J. Limn. Soc.*, Vol. 57: pp. 249–319.
 - * Ross, J., 1967. Systema uravnenii dlya opisaniya kolichestvennogo rosta rastenii (System of equations describing the quantitative plant growth), In: *Fytoaktinometricheskie Issledovaniya Rastitelnogo Pokrova*, pp. 64–88. Izd. Valgus, Tallin.
 - * Sakamoto, M., 1966. Primary production by phytoplankton community in some Japanese lakes and its dependence on lake depth. *Arch. Hydrobiol.*, 62: 1–28.
 - * Schindler, D.W. and Nighswander, J.E., 1970. Nutrient supply and primary production in Clear Lake, Eastern Ontario. *J. Fish. Res. Board Canada*, 27: 2009–25036.
 - * Schwarzenbach, R.P. and Imboden, D.M., 1984. Modelling concepts for hydrophobic pollutants in lakes. *Ecol. Modelling*. 22: 171–213.

- * Scorer, R., 1968. Air Pollution. Pergamon Press., Oxford.
- * Seip, K.L., 1983. Mathematical Models of the Rocky Shore Ecosystem. Application of Ecological Modelling in Environmental Management, Part B. Edited by S.E. Jørgensen and W.J. Mitsch. Elsevier. Amsterdam-Oxford-New York-Tokyo.
- * Seip, K.L., 1978. Mathematical model for uptake of heavy metals in benthic algae. Ecological Modelling 6: 183-198.
- * Sklar, F.H., 1983. Water budget, benthological characterization and simulation of aquatic material flows in a Louisisana freshwater swamp. Ph.D.Diss., Louisisana State University, Baton Rouge, L.A., 280 pp.
- * Smale, S., 1966. Am. J. Math. 87, 491-496.
- * Smidth, F.L. / MT, 1973. Report on the eutrophication of Lake Lyngby.
- * Smith, F.E., 1963. Population dynamics in *Daphnia magna* and a new model for population growth. Ecology, 44: 651-663.
- * Smith, J.H. et al., 1977. Environmental Pathways of Selected Chemicals in Freshwater Systems. Part I, EPA 600 / 7-77-113.
- * Smith, M. (ed.), 1968. Recommended Guide for the Prediction of the Dispersion of Airborne Effluents. Am. Soc. Mech. Eng.
- * Snodgrass, W.J., and O'Melia, C.R., 1975. Predictive model for phosphorus lakes. Sensitivity analysis and applications. Environmental Science and Technology 9(10): 937-944.
- * Sparre, P., 1979. Some remarks on the application of yield / recruit curves in estimation of maximum sustainable yield. ICES C.M. 1979 / G: 41.
- * Ssentongo, G.W., 1972. Yield Isopleths of *Tilapia esculenta* Graham 1928 in Lake Victoria and *Tilapia nilotica* (linnaeus) 1957 in Lake Albert. Afr. J. Trop. Hydrobiol. fish, Vol. 2 (2): pp. 121-128.
- * Steele, J.H., 1974. The Structure of the Marine Ecosystems. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 128 pp.
- * Steele, J.H., 1974. The structure of Marine Ecosystems. Oxford: Blackwell, pp. 74-135.
- * Steele, J.H., 1962. Environmental control of photosynthesis in the sea. Limnology and Oceanography 7: 137-150.
- * Stone, J.H. and McHugh, G.F., 1979. Hydrologic effects of canals in coastal Louisiana via computer simulations. In: Proc. 1979 Summer Computer Simulation Conference. AFIPS Press, Montvale, NJ, pp. 339-346.
- * Straskraba, M., 1976. Development of an analytical phytoplankton model with parameters empirically related to dominant controlling variables. Umweltbiophysik, eds. R. Glaser, K. Unger and M. Koch. Berlin: Akademie-Verlag, pp. 33-65.

- * Straskraba, M., 1979. Natural control mechanisms in models of aquatic ecosystems. *Ecol. Model.* 6: pp. 305-322.
- * Straskraba, M., 1980. Cybernetic-Categories of Ecosystem Dynamics. *ISEM-Journal* 2: 81-96.
- * Straskraba, M. and Gnauck, A., 1983. *Aquatische Okosysteme. Modellierung und Simulation.* VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- * Streeter, H.W., and Phelps, E.N., 1925. A Study of the Pollution and the Natural Purification of the Ohio River. *Public Health Bulletin* No. 146, U.S. Public Health Service.
- * Streeter, H.W., Wright, C.T., and Kehr, R.W., 1936. Measures of natural oxidation in polluted streams, Part III, An experimental study of atmosphere reaeration under stream flow conditions. *Sewage Work Journal* 8(2): 282-316.
- * Texas Water Development Board, 1970. DOSAC-I Simulation of Water Quality in Streams and Canals. Program Documentation and User's Manual. Prepared by Systems Engineering Division.
- * Thackston, E.L., and Krenkel, P.A., 1966. Reaeration prediction in natural streams. *Proceedings of American Society of Civil Engineers, Journal of Sanitary Engineering Division* 95(SA1): 65-94.
- * Thom, R., 1973. *Stabilite structurelle et morphogenese: essai d'une theorie generale des modeles*, W.A. Benjamin Inc., Mass., U.S.A.
- * Thomann, R.V., 1984. Physio-chemical and ecological modeling the fate of toxic substances in natural water systems. *Ecol. Modelling.* 22: 145-171.
- * Thomann, R.V., et al. 1974. A food chain model of cadmium in western Lake Erie. *Water Research* 8: 841-851.
- * Thomas, A.H., Jr., 1961. The dissolved Oxygen Balance in Streams. *Proceedings, Seminar on Waste Water Treatment and Disposal*, Boston Society of Civil Engineering.
- * Tinkle, D.W., 1967. The life and demography of the side-blotched lizard. *Uta stansburiana*. *Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Mich.* No. 132-182 pp.
- * TRACOR, Inc., 1971. *Estuarine Modeling. An assessment.* EPA, WQO. 16070 DZV 02 / 71. Texas.
- * Tsivoglou, E.C., 1967. Tracer measurement in stream reaeration. *Water Pollution Control Administration*, US Department of Interior, Washington, DC Report.
- * Turner, D.B., 1970. *Workbook of Atmospheric Dispersion Estimates.* U.S. Public Health Service Publication 999-AP-26, revised 1970 ed.
- * Uchirin, C.G., 1984. Modeling transport processes and differential accumulation of persistent toxic organic substances in groundwater systems. *Ecol.*

Modelling. 22: 135-145.

- * Ulanowicz, R.E., 1980. An hypothesis of the development of natural communities. *J. Theor. Biol.* 85: 223-245.
- * Ulanowicz, R.E., 1981. A Unified Theory of Self-Organization. Energy and Ecological Modelling. Edited by W.J. Mitsch and J.M. Klopatek. Elsevier Scientific publishing Company. Amsterdam-Oxford-New York-Tokyo.
- * Ursin, E., 1967. A mathematical model of some aspects of fish growth, respiration and mortality. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 13: 2355-2453.
- * Ursin, E., 1979. On multispecies fish stock and yield assessment in ICES. A Workshop on multispecies approaches to fisheries management advice. St. John's, November 1979.
- * Ursin, E., 1979a. Principles of growth in fishes. *Symp. Zool. Soc. London*. No 44: 63-87.
- * Usher, M.B., 1972. Developments in the Leslie matrix model. In *Mathematical Models in Ecology*. Editor Jeffers. J.N.R., 29-60. Blackwells, Oxford.
- * Veith, G.D., Defoe, D.L., and Bergstedt, B.V., 1979. Measuring and estimating the bioconcentration factor of chemicals in fish. *J. Fish. Res. Board Can.*, 36: 1040-1048.
- * Vollenweider, R.A., 1969. Möglichkeiten und Grenzen elementarer Modelle der Stoffbilanz von Seen. *Archiv Hydrobiologia* 66: 1-36.
- * Vollenweider, R.A., 1975. Input-output models with special reference to the phosphorus loading concept in limnology. *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie* 37: 53-83.
- * Vollenweider, R.A., 1968. The Scientific Basis of Lake and Stream Eutrophication, with Particular Reference to Phosphorus and Nitrogen as Eutrophication Factors. Tech. Rep. OECD, Paris, DAS/DSI/68, 27: 1-182.
- * Vollenweider, R.A., 1965. Calculation models of photosynthesis-depth curves and some implications regarding day rate estimates in primary production. *Memorie dell Istituto Italiano di Idrobiologia* 18 Suppl; 425-457.
- * Volterra, V., 1926. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature* 188: 558-560.
- * WMO, 1975. Intercomparison of Conceptual Models used in Operational Hydrological Forecasting. Geneva, 160 pp.
- * Walsh, J.J., and Dugdale, R.C., 1971. Simulation model of the nitrogen flow in the Peruvian upwelling system. *Investigacion Pesquera* 35: 309-330.
- * Walters, C.J., Park, R.A. and Koonce, J.F., 1980. Dynamic models of lake ecosystems. In: E.D. LeCren and R.H. Lowe-McConnell (Editors), *The functioning of Freshwater Ecosystems*. Cambridge University Press, pp.

- * Wangersky, P.J., and Cunningham, W.J., 1956. On time lags in equations of growth. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 42: 699-702.
- * Wangersky, P.J., and Cunningham, W.J., 1957. Time lag in population models. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 42: 329-338.
- * Wangersky, P.J., and Cunningham, W.J., 1956. On time lags in equations of growth. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 42: 699-702.
- * Water Resources Engineers, Inc., 1973. Computer Program Documentation for the Stream Quality Model QUAL-II. Prepared for U.S. Environmental Protection Agency, Systems Analysis Branch, Washington, D.C.
- * Weinberg, G.M., 1975. *An Introduction to General Systems Thinking*. Wiley, New York.
- * Welcomme, R.L., 1970. Studies of the effect of abnormally high water levels on the ecology of fish in certain shallow regions of Lake Victoria. *J. Zool. London*, Vol. 160: pp 405-436.
- * Wheeler, G.L., Rolfe, G.L. and Reinhold, K.A., 1978. A simulation for lead movement in a watershed. *Ecol. Modelling* 5: 67-76.
- * Wheeler, G.L., Rolfe, G.L., and Reinhold, K.A., 1978. A simulation model for lead movement in a watershed. *Ecological Modelling* 5:67-76.
- * White, G.C., Adams, L.W. and Bookhout, T.A., 1978. Simulation of tritium kinetics in a freshwater marsh. *Health Physics*, 34: 45-54.
- * Whittaker, R.H., and Mitchell, R., 1973. Ecology of Yellowstone thermal effluent systems. *Hydrobiologia* 41. p. 251-271.
- * Whittaker, R.H. and G.M. Woodwell, 1971. Evolution of natural communities. pp. 137-159. In J.A. Weins (ed.). *Ecosystem Structure and Function*. Oregon State Univ. Press, Corvallis.
- * Whitten, G.Z., Killus, J.P., and Hogo, H., 1980. Modeling of Simulated Photochemical Smog with Kinetic Mechanisms. Final Report prepared by Systems Applications, Inc. for the Environmental Sciences Research Laboratory of the U.S.EPA, Research Triangle Park, N.C.
- * Wiegert, R.G., 1971. Simulation modelling of the algal-fly components of a thermal ecosystem: effects of spatial heterogeneity, time delays, and model condensation. In: B.C. Patten (Editor), *Systems Analysis and Simulation in Ecology*, Vol. III. Academic Press, New York, NY, pp. 157-181.
- * Wit de C.T. et al., 1978. Simulation of assimilation, respiration and transpiration of crops. Wageningen.
- * Wit, C.T. de & J. Goudriaan, 1974. Simulation of ecological processes. Pudoc, Wageningen, 167 pp.
- * Wolfe, N.L., Zepp, R.G., Baughman, G.L., Fincher, R.C. and Gordon, J.A.,

1975. Chemical and Photochemical Transformation of Selected Pesticides in Aquatic Systems. U.S. Environmental Protection Agency Research Report No. EPA-600 / 3-76-067.
- * Wolfe, N.L. et al., 1977. Methoxychlor and DDT degradation in water rates and products. *Env. Science & Tech.*, 11: 1077-1081.
 - * Yanni, M., 1970 / 1971. Biochemical studies on some Nile Fish, 1 Fat and water contents of *Anquilla vulgaris*, *Synodontis Schall*, and *Clarias Lazfra*. *Zool. Soc. Egypt. Bull.*, Vol. 23: pp. 90-101.
 - * Zeigler, B.P., 1976. *Theory of Modelling and Simulation*. Wiley, New York, NY, 435 pp.
 - * Zepp, R.G. et al., 1977. Photochemical tranformation of DDT and methoxychlor degradation products DDE and DMDE by sunlight. *Arc. Env. Contam. Toxicol.*, 6: 305-314.
 - * Zitko, V., and Carson, W.G., 1976. The mechanism of the effect of water hardness on the lethality of heavy metals to fish. *Chemisphere*, 299-303.
 - * Zweifel, R.G., and Lowe, C.H., 1966. The ecology of a population of *Xantusia vigilis*, the desert night lizard. *Amer. Mus. Novitates* 2247: 1-57.

中科院植物所图书馆



S0047216

Fundamentals of Ecological Modelling

S.E. Jørgensen

Elsevier 1988

生态模型法原理

〔丹麦〕 S.E. Jørgensen 著

陆健健 周玉丽 译

张利权 校

上海翻译出版公司

（上海市复兴中路597号 邮政编码200020）

上海沪江电脑科技排印公司排版

新华书店上海发行所发行 南汇南华印刷厂印刷

开本850×1156 1/32 印张12.75 字数340,000

1990年12月第1版 1990年12月第1次印刷

印数 1—2,100

ISBN 7-80514-572-5/Q·10 定价：8.50元

票日期 91.4.27

607

1990

借者	还期	借者	还期
曹子	6.4.16	白志芳	14.12.20
曹子	7.3.1	李凌华	15.5.8
曹子	11.7.6		
	91.12.9.续		

58.818

58.818

607

注意

- 1 借书到期请即送还。
- 2 请勿在书上批改圈点，折角。
- 3 借去图书如有污损遗失等情形须照章赔偿。

25681

京卡 0701



科目220-370

ISBN7-80514-572-5/

Q·10 定价：8.50元